
Stanford University Libraries
3 6105 012 625 607

ANNEX

ANNEX



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX

PARIS
MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1899

RECHERCHES

SUR

LE DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT SÉMINAL

ET DU PÉRICARPE DES GRAMINÉES

Par P. GUÉRIN

INTRODUCTION

Parmi les observations dont les Graminées ont été l'objet, en raison de l'importance que cette grande famille présente à tant d'égards, les plus nombreuses ont porté sur le fruit, principalement chez les Céréales. Mais, malgré ces recherches multiples, les divergences d'opinions concernant à la fois la nature de cet organe, l'origine et la structure du tégument séminal, même chez les espèces les plus étudiées, appelaient encore de nouvelles recherches.

Pour arriver à la connaissance précise de l'enveloppe de la graine, il fallait suivre, pour ainsi dire pas à pas, toutes les modifications dont le péricarpe et l'ovule sont le siège après la fécondation.

La solution des questions en litige paraissait devoir être rendue plus facile par l'examen du plus grand nombre possible de genres et d'espèces ; en outre, il y avait lieu d'espérer que cette étude comparée conduirait vraisemblablement à des conclusions générales intéressantes, au double point de vue théorique et pratique.

D'abord, elle permettrait d'assigner au fruit des Graminées sa véritable interprétation morphologique, que des opinions récentes avaient rendue douteuse ; ensuite, elle pourrait être un guide très utile dans l'étude des farines alimentaires et les expertises qui s'y rattachent, et pour lesquelles le microscope reste le meilleur instrument d'analyse.

Malgré les réelles difficultés que présentait cette étude, étant donnée en général la petitesse des organes, même à l'état adulte, nous espérons avoir atteint ce double but.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous tenons tout d'abord à remercier notre excellent Maître, M. le Professeur Guignard, pour les savants conseils qu'il a bien voulu nous donner, et pour l'affectueuse bienveillance dont il n'a cessé d'entourer nos efforts.

Nous adressons également nos plus sincères remerciements à M. le Professeur Cornu et à M. le Professeur Bureau, auxquels nous devons la majeure partie des échantillons qui nous ont servi dans notre travail. Les portes du Jardin Botanique nous ont été largement ouvertes, et nous avons pu puiser dans les riches collections du Muséum, grâce à l'extrême bienveillance de M. Franchet, la plupart des espèces exotiques que nous avons examinées.

Nous exprimons de même à M. le Professeur Granel, Directeur du Jardin Botanique de Montpellier, notre gratitude pour les nombreux échantillons qu'il nous a gracieusement offerts.

Nous devons remercier aussi de leur grande obligeance, M. le Professeur Trabut d'Alger, M. Th. Holm de Washington, M. Comotti de Milan, pour les espèces intéressantes qu'ils nous ont adressées.

Nous n'aurons garde d'oublier M. Poisson, assistant au Muséum, M. Collin et M. le Dr Dorveaux, pour les renseignements bibliographiques qu'ils ont bien voulu nous fournir.

HISTORIQUE

« Une des familles dont l'étude de l'ovule devait présenter le plus d'intérêt était celle des Graminées. La structure de l'ovaire, de l'ovule, de la graine et de l'embryon de ces plantes avait été l'objet d'un si grand nombre d'opinions diverses, que je devais chercher si cette structure s'éloignait réellement beaucoup de celle des autres plantes... »

Ainsi s'exprimait, en 1827, Ad. Brongniart, dans son *Mémoire sur la Génération et le Développement de l'Embryon dans les Végétaux phanérogames*.

Les résultats d'une étude attentive du Maïs, du Sorgho, de l'Avoine, accompagnés même de quelques figures, n'étaient cependant point encore suffisants pour mettre les auteurs d'accord sur cette vaste question, et, depuis Ad. Brongniart, nombreuses encore sont les observations auxquelles a donné lieu la structure anatomique du fruit et de la graine des Graminées.

Payen (2) est le premier qui ait donné dans son *Mémoire sur le développement des végétaux* les premières notions sur l'histologie du grain de Blé ; mais il faut arriver jusqu'à 1856 pour voir se préciser, avec Mège-Mouriès et Trécul (3), ces données encore indécises.

Si les résultats de Trécul, sur lesquels nous reviendrons plus tard, ne sont pas toujours conformes à la réalité, cet auteur a eu au moins le mérite d'être le premier qui ait suivi jusqu'à maturité complète le développement de l'ovaire, et il est en tout cas bien établi dès lors que le grain de Froment est composé de deux parties principales : le péricarpe et la graine.

En 1873, Licopoli (4) fait paraître ses recherches anatomiques sur le fruit du Froment et du Seigle.

(1) Ad. Brongniart, *Ann. Sc. nat.*, t. XII, 1827.
(2) Payen, *Savants étrangers*, t. IX, 1846.
(3) *C. R. Acad. des Sc.*, t. XLIV, 1857, p. 449-450.
(4) Licopoli, *Jahresb.*, t. I, 1873, p. 572.

En 1875, F. Kudelka (1) fournit quelques données nouvelles sur le développement et la structure du fruit et de la graine des Céréales.

En 1883, W. Johannsen (2), étudiant le développement du grain d'Orge, arrive à des conclusions analogues à celles de F. Kudelka : tous deux admettent la résorption du tégument externe de l'ovule, et la persistance du tégument interne qui vient se souder intimement au péricarpe.

En 1884, Aimé Girard (3) vient augmenter la confusion qui régnait auparavant dans la façon de désigner les enveloppes séminales du Blé. Qu'il nous suffise pour l'instant de signaler que cet auteur a eu le tort de considérer comme tégument séminal l'assise la plus externe de l'albumen que l'on appelle encore souvent « assise à gluten » et que, à l'exemple de Guignard, nous désignerons dans le cours de notre travail sous le nom d'*assise protéique*.

Quelle que soit la valeur des observations parues jusqu'à cette époque, il y a lieu de faire remarquer que les auteurs se sont uniquement préoccupés, à part de rares exceptions, de l'étude du fruit des Céréales.

Mais en 1885, Harz (4) fait de la structure du fruit des Graminées une étude beaucoup plus approfondie, la plus complète certainement qui ait paru jusqu'à ce jour. De nombreux genres y sont passés en revue.

Se plaçant à un point de vue plus spécial, Moeller (5), en 1886, reprend l'étude des enveloppes du fruit et de la graine des Céréales, et, à l'appui des travaux de Harz, donne en général de celles-ci une interprétation exacte.

En 1888, quelques observations de Jumelle (6) semblent devoir infirmer tout ce qui a été dit jusqu'à cette époque sur la nature du fruit des Graminées et sur sa structure. Non

(1) Kudelka, *Landwirthschaftliche Jahrbücher*. Berlin, 4, 1875.
(2) W. Johannsen, *Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet*, 1883.
(3) Aimé Girard, *Ann. de Chim. et de Phys.*, 6e série, t. III, 1884.
(4) Harz, *Landwirthschaftliche Samenkunde*, 1885.
(5) Moeller, *Mikroskopie der Nahrungs und Genussmittel*, 1886.
(6) H. Jumelle, *C. R. Acad. des Sc.*, p. 107, 1888.

seulement le tégument externe de l'ovule serait résorbé, comme l'admettent Kudelka et Johannsen, mais le tégument interne lui-même disparaîtrait complètement. Le fruit des Graminées serait un achaine renfermant une graine sans tégument. Nous verrons dans la suite quelle est la valeur de cette interprétation, sur laquelle Van Tieghem a cru pouvoir s'appuyer pour ranger les Graminées parmi ses *Inséminées* (1).

En 1890, Holfert (2) ne dit que quelques mots de la structure du fruit du Blé; mais en 1895, Tschirsch et Œsterle (3) donnent sur la structure du fruit et de la graine des Céréales des notions précises. A part le cas de l'Avoine, nous n'aurons que peu d'observations à présenter au sujet du travail de ces auteurs.

Dans son étude sur l'*Examen microscopique des farines de Blé*, Collin (4), dont la compétence en pareille matière est bien connue, a enfin reproduit tout récemment avec la plus grande exactitude tous les éléments anatomiques que peuvent renfermer les farines de Blé et de Seigle.

Vogl (5) a donné de même, sur la structure du fruit des Céréales, les détails les plus complets qui aient paru jusqu'à ce jour, et sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir dans le cours de notre travail.

Dans les divers travaux dont il vient d'être question, le développement du fruit des Graminées n'a été suivi que dans un nombre de genres et d'espèces relativement restreint. Les Céréales sont peut-être les seules qui, sous ce rapport, aient été bien étudiées.

C'est pourquoi nous avons cru nécessaire d'étendre les observations à un beaucoup plus grand nombre de genres, et d'observer les modifications plus ou moins profondes que peuvent subir le fruit et la graine des Graminées pendant le

(1) Van Tieghem, *Bull. Soc. Bot. de France*, fév. 1897.
(2) Holfert, *Flora*, 1890.
(3) Tschirch et Œsterle, *Anatomischer Atlas*, 1895.
(4) Eug. Collin, *Journ. de Pharm. et de Chim.*, 1er sept. 1898.
(5) Vogl, *Wichtigsten vegetabilischen Nahrungs und Genussmittel*, 1898.

cours de leur évolution, sans toutefois nous attarder aux détails de la structure du fruit adulte.

Le développement des glumelles, accolées parfois intimement au fruit, sera également laissé de côté.

Nous passerons successivement en revue chacun des treize groupes que l'on admet généralement dans la famille des Graminées (1), en examinant dans chacun d'eux le plus possible de genres et d'espèces.

Nous étudierons successivement les modifications présentées d'abord par le péricarpe, ensuite par l'ovule, depuis la fécondation jusqu'à la maturation du fruit et de la graine, en donnant des figures pour les exemples qui nous ont paru les plus intéressants.

I. — Maydées.

Les genres *Zea*, *Coix*, *Tripsacum*, chez lesquels nous avons suivi le développement, présentent entre eux la plus grande analogie. Nous prendrons le Maïs pour exemple.

Une coupe longitudinale de l'ovaire avant la fécondation montre que l'ovule est largement inséré sur la paroi ovarienne. Le nucelle est fortement développé, mais le sac embryonnaire reste cependant fort petit.

Une coupe transversale passant par le milieu de l'ovaire montre que l'ovule possède deux téguments, fait d'ailleurs général chez les Graminées. En dehors de ces téguments composés chacun de deux à quatre rangées de cellules délicates, la paroi de l'ovaire comprend en moyenne vingt-cinq à trente assises de cellules.

M. Kudelka avait remarqué et figuré cette variation dans le nombre des assises des téguments ovulaires.

L'assise la plus interne de l'ovaire se distingue nettement par la forme de ses cellules, beaucoup plus petites que celles des assises voisines allongées tangentiellement.

(1) Engler et Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien, Gramineæ von E. Hackel.*

Après la fécondation, la résorption commence, portant à la fois sur le nucelle, les téguments ovulaires et la paroi ovarienne.

Du nucelle il ne persiste bientôt plus que l'épiderme, et le tégument externe de l'ovule disparaît totalement. Un peu plus tard, le tégument interne subit le même sort.

Dans la paroi ovarienne, la zone moyenne se résorbe également; mais, en dehors d'elle, les cellules acquièrent rapidement de grandes dimensions et s'épaississent fortement. Dans la région interne, les cellules allongées dans le sens tangentiel présentent les mêmes modifications. Dans l'épiderme interne, quelques cellules seulement se résorbent.

A l'état adulte, la structure du fruit présente les caractères suivants :

Le péricarpe fortement sclérifié, surtout dans la zone externe, est encore bien développé (fig. 1). Les cellules de l'épiderme interne ou endocarpe, restées nombreuses, sont fortement allongées dans le sens du plus grand axe du grain, et constituent les « *cellules tubulaires* » que nous aurons souvent encore l'ocasion de mentionner dans le cours de cette étude.

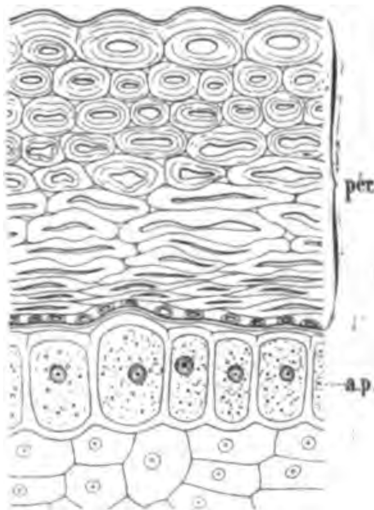


Fig. 1. — *Zea Mays* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Quant au tégument séminal, il n'est représenté que par une bande comprimée dans laquelle il est impossible de retrouver la moindre structure cellulaire.

L'épiderme du nucelle a de même complètement disparu.

Les caractères de cette structure se rencontrent dans les

diverses variétés : *Maïs perlé*, *Maïs rouge gros*, *Maïs jaune gros*, *Maïs improved King Philip brun*, *Maïs Cuzco du Mexique*. Les différences ne portent guère que sur le plus ou moins grand développement du péricarpe.

Relativement aux Maïs colorés, il peut être intéressant de rappeler ici la localisation assez particulière dans le fruit de la matière colorante. Le fait a été bien mis en évidence par Poisson (1), qui a montré que la substance pigmentaire peut occuper non seulement le tissu du péricarpe, mais encore les cellules périphériques de l'albumen, c'est-à-dire l'assise protéique.

Harz (2) avait signalé une variété de Maïs à tégument séminal assez développé; mais Tschirch et Œsterle (3), Moeller (4) et Vogl (5) sont unanimes sur la résorption complète des téguments ovulaires. Nos observations concordent donc avec celles de ces auteurs et viennent confirmer en outre les recherches plus anciennes de Kudelka (6).

Dans les *Coix Lacryma* L. et *Tripsacum dactyloides* L., la paroi de l'ovaire est encore bien développée et comprend en moyenne, à l'origine, une quinzaine d'assises cellulaires. Les téguments ovulaires, comme dans le Maïs, en comportent six à huit, qui sont totalement résorbées dans la suite du développement. Les cellules de l'endocarpe persistent encore à l'état adulte sous forme de cellules tubulaires nombreuses; mais, dans le péricarpe, la résorption est plus profonde que dans le Maïs. Dans le *Coix*, en particulier (fig. 2), sous l'épicarpe à parois minces, on ne retrouve souvent qu'une à deux assises de cellules bien nettes, les autres étant généralement écrasées.

L'*Euchlæna luxurians* Durieu et Aschers (fig. 3) pré-

(1) Poisson, *Sur la coloration des grains de Maïs* (Association française pour l'avancement des Sciences, 1878).
(2) Harz, *Land. Samenkunde*, p. 1236.
(3) Tschirch et Œsterle, *Anatomischer Atlas*.
(4) Moeller, *Mik. der Nahr. und Genussmittel*, p. 117.
(5) Vogl, *Wicht. veg. Nahr. und Genussmittel*, p. 119.
(6) Kudelka, *Land. Jahrbücher*, 4, 1875.

sente sensiblement la même structure que les genres précédents.

En résumé, on voit que dans les Maydées, parmi les

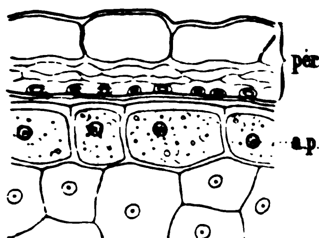


Fig. 2. — *Coix Lacryma* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

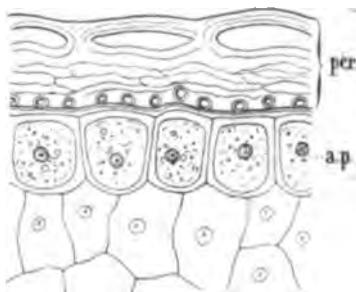


Fig. 3. — *Euchlæna luxurians* Durieu et Aschers. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

espèces du moins que nous avons étudiées, la résorption des téguments ovulaires est un fait constant. La structure du péricarpe au contraire est variable. Bien développé et même fortement sclérifié dans le genre *Zea*, le péricarpe ne l'est que peu dans les autres genres, où il reste parenchymateux. Il faut évidemment en chercher l'explication dans ce fait que le fruit de Maïs est libre, tandis que celui des *Coix*, *Tripsacum*, *Euchlæna*, se trouve protégé par une bractée accrue qui constitue autour de lui une enveloppe des plus résistantes.

II. — Andropogonées.

Ce groupe est loin de présenter une homogénéité aussi grande que le précédent. Le nombre des genres (29 d'après Hackel) (1) est d'ailleurs beaucoup plus considérable, et si nous n'avons pu en observer que quelques-uns, nous pouvons au moins tirer de leur examen quelques conclusions intéressantes.

(1) Hackel, *Pflanzenfam.* p. 21.

Dans tous les genres étudiés : *Imperata*, *Miscanthus*, *Erianthus*, *Saccharum*, *Arthraxon*, *Anthistiria*, *Andropogon*, *Sorghum*, le péricarpe est en général très mince. Des assises plus ou moins nombreuses que comporte la paroi ovarienne (six à dix par exemple dans *Saccharum strictum* Spreng., quinze environ dans les *Sorghum*), il ne persiste parfois à la maturité du fruit que l'épicarpe et l'endocarpe. Ce dernier se présente sous forme de cellules tubulaires nombreuses.

Dans *Anthistiria brachyantha* Boiss., on observe cependant une assise de mésocarpe très nette formée de cellules allongées transversalement. Dans *Arthraxon ciliare* Beauv., on peut aussi observer une ou deux assises sous l'épicarpe; de même dans *Saccharum officinarum* L., où le mésocarpe comprend deux ou trois assises plus ou moins écrasées.

Dans *Sorghum vulgare* Pers. (fig. 9), le péricarpe peut atteindre un plus grand développement.

Le tégument séminal, écrasé et méconnaissable dans certains cas (*Imperata cylindrica* Beauv., *Erianthus Ravennæ* Beauv., *Andropogon Ischæmum* L., et *argenteum* D. C.), se trouve au contraire bien développé dans les genres *Saccharum*, *Miscanthus*, *Erianthus*, *Sorghum*.

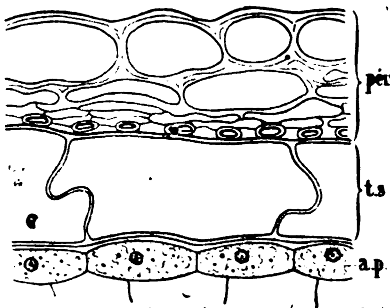


Fig. 4. — *Saccharum officinarum* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t.s.*, tégument séminal; *a.p.*, assise protéique (Gr. : 675).

Une coupe transversale du fruit de *Saccharum officinarum* L. (fig. 4) montre, au-dessous de l'épicarpe à grandes cellules, deux ou trois assises de mésocarpe plus ou moins écrasées. Les cellules tubulaires un peu aplaties qui représentent l'endocarpe sont nombreuses.

Le tégument séminal est représenté par une seule assise de cellules fortement développées, dont les parois tangentielles et radiales sont restées minces.

Nous n'avons pu suivre le développement du *Saccharum officinarum* L., dont il est difficile de se procurer les fruits à différents stades, mais il nous a été donné de le faire, en partie du moins, sur le *Saccharum strictum* Spreng.

La paroi ovarienne du *S. strictum* comprend à l'état jeune six à dix assises de cellules, dont la plus interne, nettement distincte de ses voisines, est formée de cellules petites.

L'ovule est bitégumenté, et nous présente, comme chez les Maydées, un des rares exemples que nous ayons rencontrés dans le cours de nos recherches, où chaque tégument est formé de plus de deux assises cellulaires. Le tégument externe comporte, en effet, par places, jusque trois et quatre rangées de cellules. Le tégument interne lui-même, tout au moins dans la zone voisine du point d'attache de l'ovule sur la paroi ovarienne, peut comprendre trois à quatre assises.

Dans la région diamétralement opposée à ce point d'attache, il ne comprend généralement que deux assises, la plus interne étant de beaucoup la plus développée.

C'est, à n'en pas douter, cette seconde assise qui persiste seule à la maturité pour donner cette assise bien développée qui constitue le tégument séminal du *S. officinarum* L.

Les mêmes faits s'observent dans *Miscanthus sinensis* Anders., où nous avons pu suivre les premiers stades du développement.

Ici encore le tégument externe comprend plus de deux assises (fig. 5), tandis que le tégument interne n'en possède que deux, dont la plus interne est la plus développée. Cette espèce présente avec le *Saccharum strictum* Spreng., la plus grande analogie.

Dans le genre *Erianthus*, les différences sont notables suivant qu'on s'adresse à telle ou telle espèce. Si dans l'*E. Ravennæ* Beauv., les téguments ovulaires sont écrasés, il n'en est plus de même dans *E. foliatus* et surtout *E. alopecuroïdes* Ell.

Le tégument séminal s'y trouve représenté par une seule

assise de cellules une fois plus développées en direction radiale dans l'*E. alopecuroïdes* Ell. (fig. 6) que dans l'*E. foliatus*.

Hackel fait rentrer les *Sorghum* à l'état de sous-genre dans

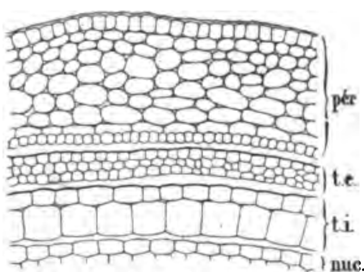


Fig. 5. — *Miscanthus sinensis* Anders. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. e.*, tégument externe; *t.i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

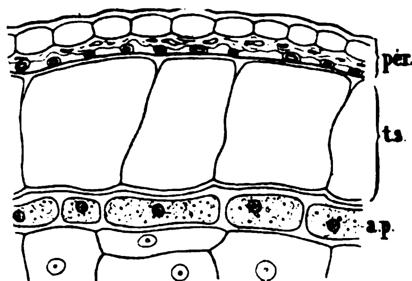


Fig. 6. — *Erianthus alopecuroïdes* Ell. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t.s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

le genre *Andropogon*. Nous les considérerons comme formant un genre, et nous suivrons le développement du *S. vulgare* Pers., en examinant comparativement ses diverses variétés et quelques espèces voisines.

Une coupe transversale de l'ovaire jeune montre la paroi ovarienne constituée par une quinzaine d'assises cellulaires. La plus interne, formée d'éléments petits, se distingue nettement des cellules voisines du mésocarpe.

Le tégument externe de l'ovule est formé de deux rangées de cellules petites.

Le tégument interne comprend une assise extérieure formée de même d'éléments de faible dimension, et une assise interne composée de cellules beaucoup plus grandes, quadrangulaires (fig. 7).

A un stade plus avancé, le tégument externe de l'ovule disparaît totalement, en même temps que la résorption s'opère dans la région moyenne de la paroi ovarienne. Les cellules de l'épiderme interne se distinguent alors très nettement par

leur forme. Elles s'épaississent en forme d'U. Le tégument

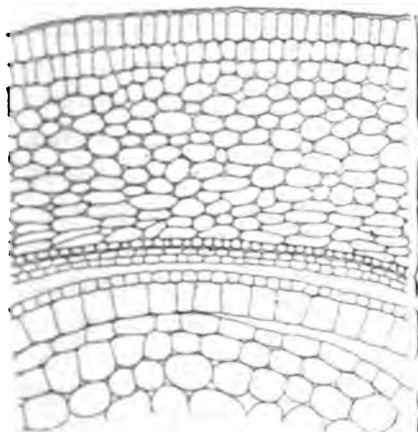


Fig. 7. — *Sorghum vulgare* Pers. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t.e.*, tégument externe; *t.i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

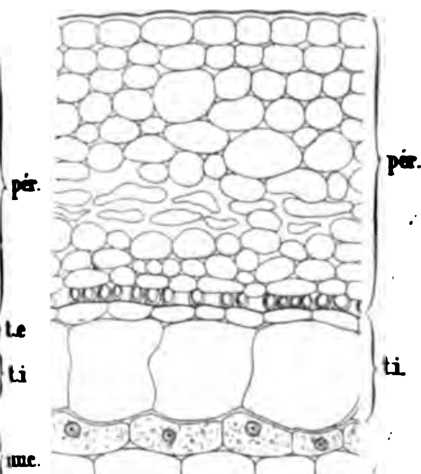


Fig. 8. — *Sorghum vulgare* Pers. Stade plus avancé, montrant la disparition du tégument externe et le commencement de résorption dans la paroi ovarienne. — *pér.*, péricarpe; *t.i.*, tégument interne (Gr. : 330).

interne comprend une assise externe peu développée, et une assise interne dont les cellules sont très grandes (fig. 8).

Dans le fruit mûr (fig. 9), la résorption est encore plus marquée; la paroi ovarienne est devenue beaucoup plus mince. Sous l'épicarpe épaissi, on n'observe souvent qu'une seule assise bien nette de mésocarpe à parois très épaisses; au-dessous se trouvent plusieurs assises de cellules plus ou moins écrasées et allongées tangentiellement.

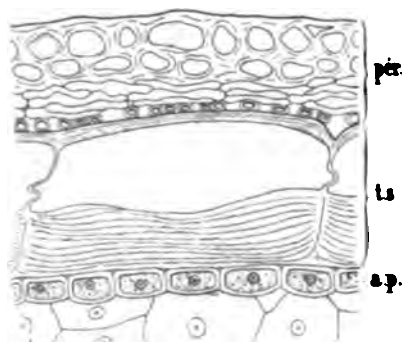


Fig. 9. — *Sorghum vulgare* Pers. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t.s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Les cellules de l'endocarpe (*cellules tubulaires*), chez lesquelles l'épaississement a gagné tout le pourtour, sont nombreuses.

Le tégument séminal est représenté par une seule assise de grandes cellules plus ou moins allongées tangentiellement selon la région du grain, et fortement épaissies sur leur face interne adjacente à l'assise protéique, le nucelle ayant disparu complètement.

Les *S. saccharatum* Pers. et *S. technicum* (Sorgho à balais), qui ne sont considérés que comme des sous-espèces, possèdent une structure analogue, les éléments du tégument séminal du *S. saccharatum* Pers. étant cependant un peu moins développés.

Dans le *S. halepense* Pers. le péricarpe est plus mince. Sous l'épicarpe on trouve immédiatement, et par places, les cellules tubulaires de l'endocarpe, qui ici encore sont nombreuses. Le tégument séminal est bien encore représenté par une seule assise de cellules, mais beaucoup plus petites que dans les espèces précédentes, le grain étant d'ailleurs lui-même bien plus petit.

Une autre espèce désignée sous le nom de *Sorgho penché du Zanguebar*, nous a présenté une structure bien différente des précédentes. Ici, le péricarpe comprend une zone extérieure formée de cinq ou six assises de cellules sclérifiées et une zone interne comprenant un assez grand nombre de cellules aplaties. En somme, le péricarpe est beaucoup plus développé. Les cellules tubulaires sont également nombreuses, mais le tégument séminal n'est pas représenté. Il a subi une résorption complète.

Cette espèce n'est sans doute pas le *S. cernuum* Willd., car notre description ne correspond nullement à celle de Harz(1). La figure que cet auteur en a donnée représente en effet un péricarpe peu épais et un tégument séminal assez développé.

Quoi qu'il en soit, notre espèce n'en offre pas moins l'exemple d'un *Sorghum* ne possédant pas de tégument séminal.

(1) Harz, *Land. Samenkunde*, p. 1252.

III. — Zoysiées.

L'*Anthephora elegans* Schreb., dans lequel nous avons suivi le développement, ne présente rien de particulier.

Par suite de la résorption qui s'opère dans la paroi ovarienne, laquelle comporte à l'origine six à huit assises de cellules, le péricarpe est très mince. Il n'est généralement plus représenté que par l'épicarpe et l'endocarpe, ce dernier sous forme de cellules tubulaires assez nombreuses et plus ou moins aplaties.

Le tégument séminal fait défaut.

Le *Tragus racemosus* Hall. (*Lappago racemosa* W.) diffère de l'espèce précédente par l'absence de cellules tubulaires, et par l'existence d'un tégument séminal représenté par une assise assez bien développée.

Le péricarpe se trouve ici réduit à l'épicarpe.

Dans le *Zoysia pungens* Willd., le tégument séminal est représenté par une assise pigmentaire assez nette.

IV. — Tristéginées.

Parmi les sept genres que comprennent les Tristéginées, nous avons pu examiner les *Phænosperma*, *Thysanolæna* et *Beckera*; le premier seul est intéressant.

Dans le *Thysanolæna agrostis* Nees., le péricarpe est mince, et le tégument séminal n'est représenté que par une bande étroite.

Chez le *Beckera polystachya* Fresen., on trouve immédiatement sous l'épicarpe de nombreuses cellules tubulaires.

Le tégument séminal n'est pas représenté.

Tout l'intérêt, dans cette tribu, se porte sur *Phænosperma globosum* Munro.

Une coupe transversale pratiquée par le milieu du fruit, montre que le tégument séminal très développé forme vers

l'intérieur de l'albumen des proéminences symétriques.

D'un côté, en 1 (fig. 10), on en observe deux, et une seule en 2, 3 et 4. A l'une ou à l'autre extrémité du fruit, on ne trouve que les proéminences 1 et 2 ; 3 et 4 n'existent que dans la région moyenne.

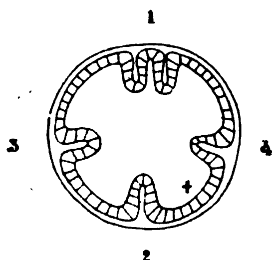


Fig. 10. — *Phænosperma globosum* Munro. Schéma de la coupe transversale du fruit adulte. Les chiffres correspondent aux proéminences que forme le tégument séminal à l'intérieur de l'albumen. La croix indique la place qu'occupe l'embryon.

C'est entre 2 et 4 que se trouve, à l'une des extrémités du fruit, l'embryon très petit.

A un plus fort grossissement (fig. 11), on peut voir que le péricarpe comprend quatre à cinq rangées de cellules bien développées.

Le tégument séminal, rempli d'un pigment brun rougeâtre très abondant, se compose de deux assises de cellules. L'assise externe est peu développée ; ses éléments sont épaissis et à lumen très étroit. Au contraire, les cellules de l'assise interne sont très grandes, à membrane mince du côté externe, mais beaucoup plus épaisse sur la face interne voisine de l'assise protéique.

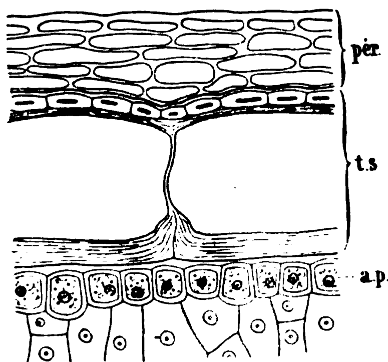


Fig. 11. — *Phænosperma globosum* Munro. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

La structure assez particulière de ce fruit a déjà fait, de la part de H. Baillon, l'objet de quelques observations (1).

« Le péricarpe de ce fruit, dit-il, est membraneux et se détache facilement de la graine sur laquelle il se moule. Elle est ellipsoïde, rugueuse, et son épais

(1) Baillon, *Sur le Phænosperma globosum* (Bull. Soc. Linn., 1893).

tégument s'avance plus ou moins régulièrement dans l'intérieur de l'albumen farineux, qui forme ainsi une sorte de croix blanche en dedans des téguments bruns..... »

La seule objection que nous puissions faire à cette description, c'est que le péricarpe ne se détache pas en entier. En réalité, la zone la plus interne reste souvent adhérente à la graine, et cette dernière ne peut dans tous les cas être considérée comme libre à l'intérieur du péricarpe.

V. — Panicées.

On sait que dans ce groupe la glumelle imparinerve souvent mutique, plus rarement aiguë, acuminée ou aristée, s'épaissit autour du fruit, et devient généralement coriace ou parcheminée. Aussi n'est-il pas étonnant de ne retrouver dans les divers genres que nous avons examinés, qu'un péricarpe généralement mince. Dans les *Olyra*, *Pennisetum*, il peut comporter jusqu'à cinq assises de cellules, épaissies même dans *Pennisetum typhoïdeum* Rich. Dans *Cenchrus echinatus* L., il n'en existe que deux à trois, et dans la plupart des cas, l'épicarpe et l'endocarpe persistent seuls, l'endocarpe sous forme de cellules tubulaires généralement nombreuses. C'est la structure générale que l'on observe dans les *Paspalum*, *Panicum*, *Oplismenus* (*O. Crus-Galli* Dum. (fig. 12), *Setaria*, etc.

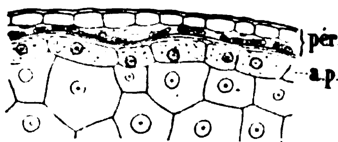


Fig. 12. — *Oplismenus Crus-Galli* Dum. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Quant au tégument séminal, il fait souvent défaut. Représenté dans le genre *Olyra* par une assise de cellules très nettes, il n'est que peu visible dans *Setaria italica* Beauv., et n'apparaît dans *Oplismenus Crus-Galli* Dum. que sous la forme d'une ligne brune.

VI. — Oryzées.

Le groupe des Oryzées est un de ceux chez lesquels la structure du fruit présente le moins d'homogénéité.

Les genres que nous avons examinés possèdent, chacun en ce qui les concerne, une organisation suffisamment différente pour que nous soyons obligé de les passer en revue séparément.

Dans le genre *Pharus* (*P. glaber*, H B., *P. virescens* Doell), le péricarpe comporte deux à trois assises de cellules, indépendamment des cellules tubulaires, en assez grand nombre, et à parois très épaisses.

Le tégument séminal est représenté par une assise de cellules parfaitement nette.

Dans *Leptaspis cochleata* Thw., le péricarpe est formé de cinq à six assises de cellules à parois minces, en deçà desquelles les cellules tubulaires sont assez nombreuses. Quant au tégument séminal, il peut être considéré comme nul.

Le genre *Luziola* offre une structure bien différente. Hackel (1) donne du fruit la description suivante : « caryopse avec péricarpe épais, dur ». En effet, dans *Luziola spiciformis* Anders., la zone externe du péricarpe est formée d'une assise de cellules très développées et fortement sclérifiées. La zone interne parenchymateuse comprend deux à trois rangées de cellules allongées dans le sens tangentiel.

L'endocarpe est représenté par des cellules tubulaires assez nombreuses, plus ou moins aplaties, au-dessous desquelles le tégument séminal est indistinct.

Nous avons examiné dans le genre *Zizaniopsis*, les *Z. microstachya* Doell et Asch. et *Z. miliacea* Doell (*Zizania miliacea* Mich.) que l'on doit considérer, d'après la structure du péricarpe, comme deux espèces bien différentes.

Il y a lieu tout d'abord de faire remarquer que dans le genre

(1) Hackel, *Pflanzenfam.*, p. 40.

Zizaniopsis, le fruit n'est pas un caryopse mais un véritable achaine. La graine, dont le tégument est représenté dans les deux espèces examinées par une seule assise cellulaire, est libre, en effet, à l'intérieur du péricarpe.

Dans le *Z. microstachya* (fig. 13), le péricarpe, beaucoup plus épais que dans *Z. miliacea*, comprend extérieurement une assise de cellules de forme tout à fait particulière, fortement allongées dans le sens radial et sclérifiées. Dans *Z. miliacea*, cette zone, également sclérifiée, se compose de cellules quadrangulaires (fig. 14).

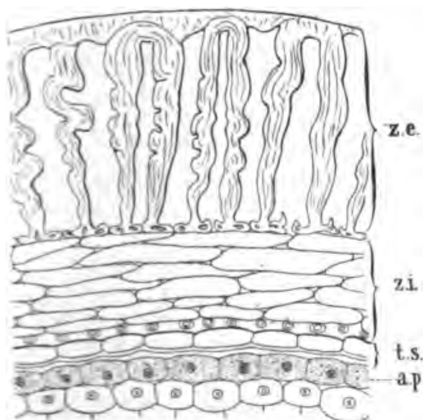


Fig. 13. — *Zizaniopsis microstachya* Doell et Aschers. Coupe transversale du fruit mûr. — *z. e.*, zone externe du péricarpe sclérifiée ; *z. i.*, zone interne, parenchymateuse ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

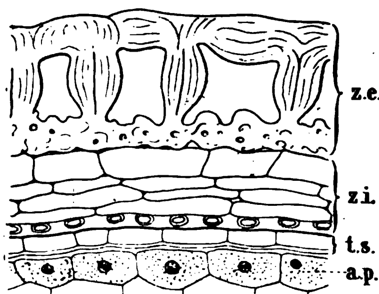


Fig. 14. — *Zizaniopsis miliacea* Doell. Coupe transversale du fruit mûr. — *z. e.*, zone externe du péricarpe sclérifiée ; *z. i.*, zone interne, parenchymateuse ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Dans les deux espèces, la zone interne du péricarpe est représentée par quatre à cinq assises de cellules parenchymateuses, et par un endocarpe formé de cellules tubulaires assez nombreuses.

Dans *Oryza sativa* L., les parois de l'ovaire comportent à l'origine douze à quinze assises de cellules dont la plus interne est formée d'éléments beaucoup plus petits. Des deux téguments ovulaires, le tégument interne composé de deux assises de cellules dont la plus interne est la plus développée, persiste pendant un certain temps (fig. 15).

Plus tard, les cellules du péricarpe s'allongent tangentiel-

lement et la résorption ne s'opère guère que sur celles de l'endocarpe. La diminution dans l'épaisseur de la paroi du

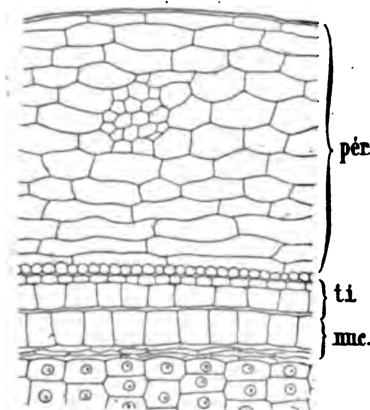


Fig. 15. — *Oryza sativa* L. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t.i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

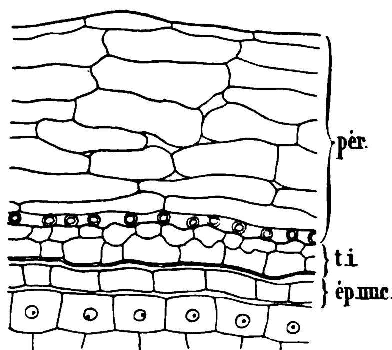


Fig. 16. — *Oryza sativa* L. Stade plus avancé. — *pér.*, péricarpe ; *t. i.*, tégument interne; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr.: 330).

péricarpe provient plutôt de ce que les cellules qui la constituent, conservant leurs parois minces, sont fortement comprimées (fig. 16).

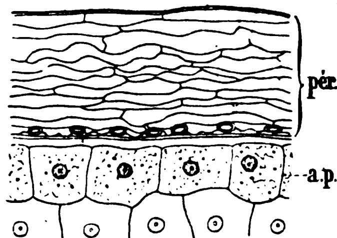


Fig. 17. — *Oryza sativa* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. p.*, assise protéique (Gr.: 330).

A la maturité, on peut encore compter dans le péricarpe jusqu'à dix ou douze assises cellulaires. Les éléments de l'endocarpe sont représentés par des cellules tubulaires assez nombreuses (fig. 17).

Quant au tégument séminal, il n'est représenté que par une bande étroite dans laquelle il est impossible de retrouver une structure cellulaire.

Tschirch et Œsterle (1), Vogl (2), le considèrent également comme résorbé.

(1) Harz, *Land. Samenkunde*, p. 1277.
(2) Tschirch et Œsterle, *Anat. Atlas.*

La structure du *Leersia oryzoides* Sw. (fig. 18) que nous avons observée ne correspond nullement à la description donnée par Harz (1).

Nous avons examiné plusieurs échantillons d'origines différentes, et nous avons toujours remarqué que, contrairement à ce qu'il indique, le péricarpe est très mince. Il n'est souvent représenté que par l'épicarpe à parois délicates et par quelques cellules tubulaires peu nombreuses.

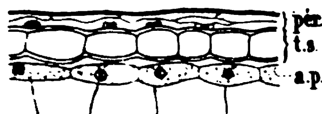


Fig. 18. — *Leersia oryzoides* Sw. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

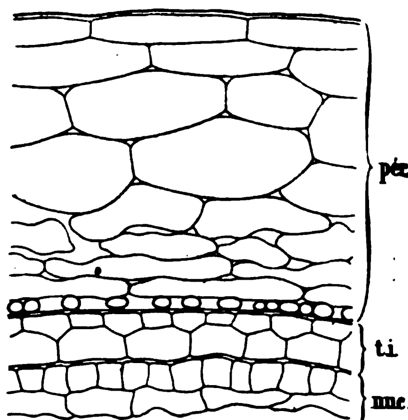


Fig. 19. — *Lygeum Spartum* L. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe) ; *t. i.*, tégument interne ; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

Le tégument séminal est formé d'une assise de cellules bien développées.

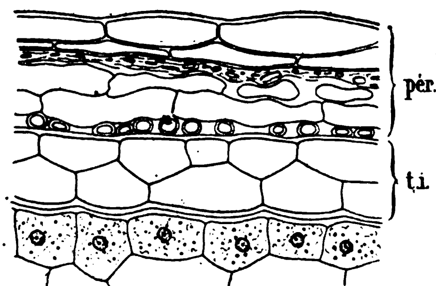
Dans le genre *Lygeum* (*L. Spartum* L.), l'ovaire comprend à l'origine huit à dix assises de cellules très développées, les plus internes en dehors de l'endocarpe, fortement allongées dans le sens tangentiel (fig. 19).

L'ovule possède deux téguments, dont l'interne, formé de deux assises cellulaires, persiste seul.

Dans la suite du développement, toute la zone moyenne du péricarpe est fortement écrasée et résorbée (fig. 20). Aussi ne retrouve-t-on à la maturité que l'épicarpe et les deux assises les plus internes du péricarpe, l'endocarpe

(1) Vogl, *Wicht. veg. Nahrungs und Genussmittel*, p. 130.

ayant persisté en partie sous forme de cellules tubulaires.



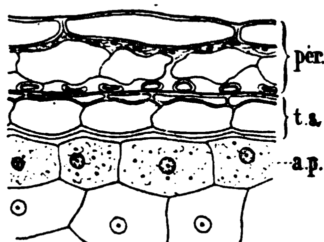


Fig. 20. — *Lygeum Spartum* L. Stade plus avancé montrant la résorption qui s'est opérée dans le péricarpe. — *pér.*, péricarpe; *t. i.*, tégument interne (Gr. : 330).

Fig. 21. — *Lygeum Spartum* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *per.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Le tégument séminal est représenté par les deux assises du tégument interne (fig. 21).

VII. — PHALARIDÉES.

Ce groupe ne comprend que six genres, parmi lesquels nous n'avons pu examiner qu'un petit nombre d'espèces, peu intéressantes d'ailleurs.

Les *Phalaris nodosa* L., *P. canariensis* L., *P. truncata* Guss., *P. paradoxa* L., présentent tous une structure sensiblement analogue. Le péricarpe, toujours très mince, ne comporte souvent que deux à trois assises cellulaires. L'endocarpe, sous forme de cellules tubulaires, est en grande partie résorbé.

Le tégument séminal est représenté par une ou deux rangées cellulaires assez nettes.

Dans l'*Anthoxanthum odoratum* L., le péricarpe est très mince, et le tégument séminal n'offre plus de structure cellulaire.

L'*Hierochloa borealis* Rœm. possède également un péricarpe peu développé, mais le tégument séminal est repré-

senté dans cette espèce par une à deux assises de cellules, dont une au moins est bien développée.

VIII. — AGROSTIDÉES.

Ce groupe, qui comprend quarante-quatre genres, offre les types de structure les plus variés.

Sauf chez les *Crypsis* et les *Sporobolus* et certains *Stipa*, tels que *S. papposa* Nees., le péricarpe est en général peu développé. Composé de deux à trois assises dans les *Aristida*, *Stipa*, *Milium*, *Alopecurus*, *Mibora*, *Chæturus*, *Polypogon*, *Cinna*, *Calamagrostis*, *Ammophila*, *Muehlenbergia*, etc., il est quelquefois réduit à l'épicarpe dans les *Phleum*, *Agrostis*.

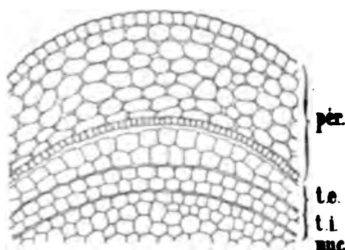
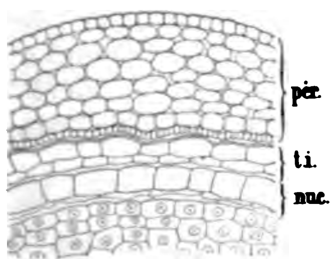


Fig. 22. — *Stipa juncea* L. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe). — *t.e.*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

Pour observer la résorption que subit le péricarpe, le genre *Stipa* pourra nous servir d'exemple. Dans le *S. juncea* L. (fig. 22), le péricarpe comporte à l'origine de huit à dix assises de cellules dont la plus interne est formée d'éléments



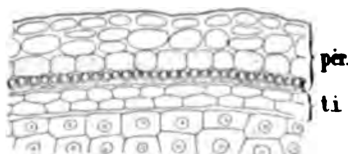


Fig. 23-24. — *Stipa juncea* L. Stade plus avancé. — *pér.*, péricarpe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

très petits. L'assise du mésocarpe qui leur est directement accolée ne tarde pas à renfermer de la chlorophylle et à se

différencier ainsi très nettement par son contenu des assises voisines (fig. 23-24).

Dans la suite du développement, toute la zone du péricarpe, située entre cette assise à chlorophylle et l'épicarpe, est résorbée. Ces cellules chlorophylliennes persistent à maturité sous forme de cellules assez fortement allongées dans le sens tangentiel. Quant aux cellules de l'endocarpe, elles persistent toutes (fig. 25) ; fortement épaissies, elles constituent un anneau scléreux continu. Ce dernier caractère, observé également dans le *S. papposa* (fig. 26), ne semble toutefois pas constant dans *S. juncea* L. lui-même. Chez certains échan-

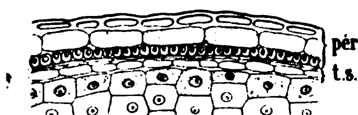


Fig. 25. — *Stipa juncea* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal (Gr. : 330).

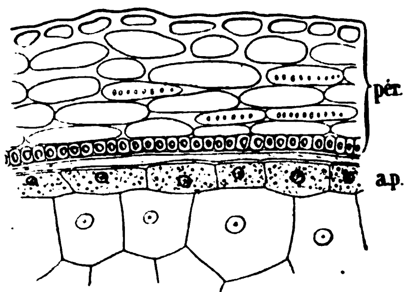


Fig. 26. — *Stipa papposa* Nees. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

tillons de cette même espèce, d'origine différente il est vrai, l'endocarpe n'offrait plus l'aspect d'un anneau scléreux complet, mais se présentait, en coupe transversale, sous la forme de cellules arrondies, scléreuses, plus ou moins espacées. Cette structure de l'endocarpe s'observe également dans *S. pennata* L., *gigantea* Link., *barbata* Desf., *tortilis* Desf., *tenacissima* L., *elegantissima* Labill.

Dans *S. Calamagrostis* Wahlenb. (*Lasiagrostis Calamagrostis* Link.), l'anneau scléreux est presque continu.

Dans le genre *Piptatherum* Beauv. (*Oryzopsis* Michx.), voisin du genre *Stipa*, l'endocarpe se présente également sous forme d'un cercle sclérifié très développé dans les *P. holciforme* Rœm. et Schult. (fig. 27), *P. multiflorum* Beauv., *P. paradoxum* Beauv.

Chez les *Aristiaa* les cellules de l'endocarpe sont également nombreuses. Minces dans *A. dichotoma* Michx., elles s'épaississent considérablement dans *A. oligantha* Michx., où elles sont presque accolées les unes aux autres.

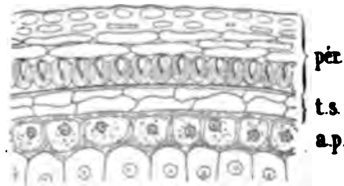


Fig. 27. — *Piptatherum holciforme* Roem. et Schult. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Les genres *Crypsis* et *Sporobolus* nous offrent un autre exemple, non moins intéressant, des modifications variées que peut subir le péricarpe.

Dans *Crypsis aculeata* Ait., la paroi ovarienne comporte à l'origine quatre à six assises de cellules, dont la plus interne est allongée tangentiellement (fig. 28).

Dans la suite du développement, aucune résorption ne s'opère à l'intérieur du péricarpe, mais les membranes de ses cellules se gélifient, à l'exception cependant de l'épicarpe et de l'endocarpe. La moindre trace d'eau fait gonfler forte-

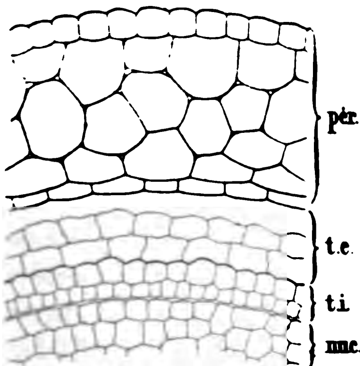


Fig. 28. — *Crypsis aculeata* Ait. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe) ; *t. e.*, tégument externe ; *t. i.*, tégument interne ; *nuc.*, nucelle (Gr. : 675).

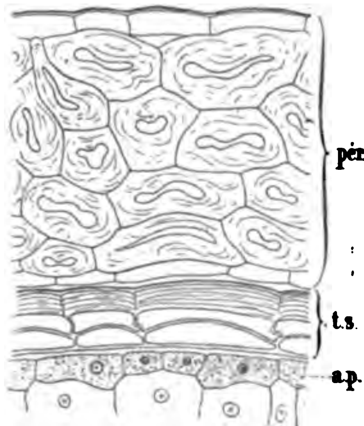


Fig. 29. — *Crypsis aculeata* Ait. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 675).

ment toutes les cellules du mésocarpe, qui se détachent de la graine à laquelle l'endocarpe reste pourtant adhérent (fig. 29).

Nous avons observé une structure analogue et les mêmes faits dans les *C. schœnoides* Lamk., et *C. alopecuroides* Schrad.

Le genre *Sporobolus* présente aussi les mêmes transformations à l'intérieur du péricarpe, du moins dans certaines espèces, telles que *S. tenacissimus* P. B. (*Vilfa tenacissima* Kunth.), *S. macrospermus* Scribn. et *S. ciliatus* (*Vilfa ciliata* Trin.).

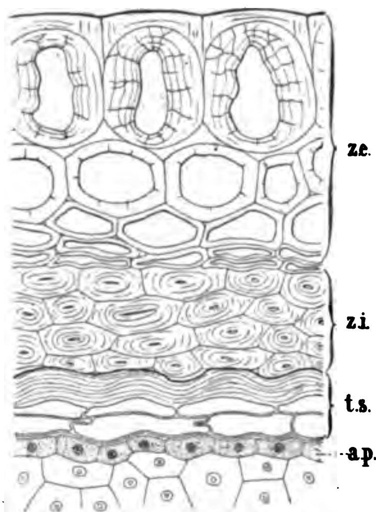


Fig. 30. — *Sporobolus heterolepis* (*V. heterolepis* A. Gray). Coupe transversale du fruit mûr. — *z. e.*, zone externe du péricarpe, sclérifiée; *z. i.*, zone interne, mucilagineuse; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Dans *S. heterolepis* (*Vilfa heterolepis* A. Gray (1), qui est une espèce américaine, la structure du fruit est toute différente. Ainsi qu'on peut l'observer (fig. 30), la zone extérieure du péricarpe s'y montre fortement sclérifiée, tandis que la zone interne se transforme seule en mucilage.

Presque complètement résorbé dans les *Cornucopiæ*, *Phleum*, *Lagurus*, *Polypogon*, le tégument séminal est réduit dans beaucoup d'autres genres à une seule assise de cellules plus ou moins nette : *Aristida*, *Alopecurus*, *Mibora*, *Chæturus*, *Gastridium*, *Calamagrostis*, *Muehlenbergia*, *Cinna*, *Agrostis*.

Dans les genres *Stipa*, *Piptatherum*, *Milium*, *Brachyelytrum*, *Ammophila*, *Crypsis*, *Sporobolus*, on peut retrouver à maturité les deux assises provenant du tégument interne de

(1) A. Gray, *Manual of the Botany of the Northern United States*, 1856, p. 542.

l'ovule. Peu développées en général, elles atteignent cependant, dans les deux derniers genres qui viennent d'être cités, un accroissement assez considérable.

Dans le *C. aculeata* Ait., une fois le tégument externe résorbé, les membranes de l'assise externe du tégument interne s'épaississent de plus en plus, tandis que l'assise sous-jacente conserve ses parois minces; aussi cette dernière se trouve-t-elle plus ou moins écrasée par l'albumen en voie de développement (fig. 29).

Une structure analogue s'observe dans les *C. schœnoides* et *C. alopecuroides*.

Dans les *Sporobolus tenacissimus* P. B. et *S. heterolepis* (*Vilfa heterolepis* A. Gray), le tégument de la graine est analogue à celui des *Crypsis* (fig. 29-30), mais les *S. macrospermus* Scribn. et *S. ciliatus* (*Vilfa ciliata* Trin.) présentent une différence assez notable en ce sens que l'assise extérieure du tégument est très épaissie sur tout son pourtour (fig. 31). Le lumen des cellules se trouve ainsi fortement réduit, surtout dans le *S. ciliatus*.

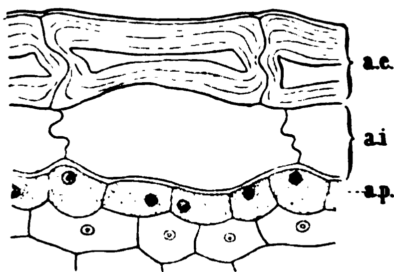


Fig. 31. — *Sporobolus macrospermus* Scribn. Coupe transversale du tégument séminal. — *a. e.*, assise externe; *a. i.*, assise interne; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 675).

Sous le tégument séminal, l'épiderme du nucelle persiste parfois sous forme d'une bande hyaline plus ou moins développée : *Alopecurus*, *Lagurus*, *Agrostis*. C'est dans *Brachyelytrum aristatum* Rœm. et Schult., que cette assise, avec sa structure cellulaire bien nette, atteint son plus grand développement. Les cellules en sont fortement épaissies, avec un lumen très réduit. Nous retrouverons ultérieurement ce caractère plus marqué encore dans les *Bromus* et *Brachypodium*.

De ce qui a été dit plus haut, il résulte que parmi les

Agrostidées, le fruit des *Crypsis* et des *Sporobolus* présente une structure tout à fait particulière. Nous avons vu en effet qu'à l'exception du *S. heterolepis*, dont le fruit est fortement sclérifié dans la zone externe, les différentes espèces que nous avons étudiées présentent toutes ce caractère de transformer en mucilage la presque totalité de leur péricarpe, de telle sorte que sous l'influence de la moindre trace d'eau la graine se trouve mise en liberté. Ce fait, depuis longtemps signalé par Kunth (1), a été mis de nouveau en évidence par Duval-Jouve (2). Cet auteur avait parfaitement observé que, lorsque l'on met tremper dans l'eau les fruits de *Crypsis*, on les voit s'ouvrir à la façon d'une coquille bivalve. Les fruits de *Sporobolus pungens* Kunth., se comportaient de même, mais en s'ouvrant latéralement.

Quelle définition donner de ces fruits? Sont-ce des achaines comme les a définis Duval-Jouve, ou doit-on les considérer comme des capsules s'ouvrant au contact de l'eau? Nous pensons que ni l'une ni l'autre de ces deux opinions n'est admissible, et, étant donné qu'il y a adhérence de l'endocarpe avec le tégument de la graine, adhérence qui persiste lorsqu'on immerge ces fruits dans l'eau, nous sommes d'avis de les considérer comme de véritables caryopses, mais à péricarpe particulier.

IX. — Avénées.

D'une façon générale le péricarpe est peu développé.

Formé de trois à quatre assises dans les genres *Arrhenaterum*, *Danthonia*, *Antinoria*, *Corynephorus*, il n'est souvent nettement représenté que par l'épicarpe.

Dans *Avena*, *Arrhenaterum*, les cellules tubulaires, à peine distinctes en coupe transversale, sont visibles en examinant de face les enveloppes du fruit. Très nombreuses dans *Dan-*

(1) Kunth, *Enumeratio plantarum*, t. I; Stuttgard, 1833.
(2) Duval-Jouve, *Bull. Soc. Bot. France*, 22 juin 1866.

thonia spicata Rœm. et Schult., elles y forment un cercle presque complet.

Quant au tégument séminal, formé de deux assises cellulaires assez nettes dans *Deschampsia cæspitosa* L., il n'est souvent représenté que par une bande assez étroite chez les *Holcus*, *Antinoria*, *Aira*, *Corynephorus*, *Danthonia*.

Dans les genres *Avena*, *Arrhenaterum*, les deux assises du tégument séminal plus ou moins écrasées apparaissent nettement, en même temps que les cellules tubulaires, lorsqu'on observe de face la zone externe du grain.

En résumé, le groupe des Avénées ne présenterait rien de spécial, s'il n'y avait lieu d'insister sur le genre *Avena*, la structure du fruit ayant été interprétée par les auteurs de différentes façons.

Dans *Avena fatua* L., par exemple, le péricarpe comprend à l'origine quinze à vingt assises de cellules. L'épicarpe porte de nombreux poils. La presque totalité du mésocarpe est constituée par des cellules plus ou moins arrondies, mais les trois ou quatre assises les plus internes, au voisinage de l'endocarpe, sont plutôt allongées dans le sens tangentiel. Les cellules de l'endocarpe sont petites, quadrangulaires, et s'en distinguent très nettement.

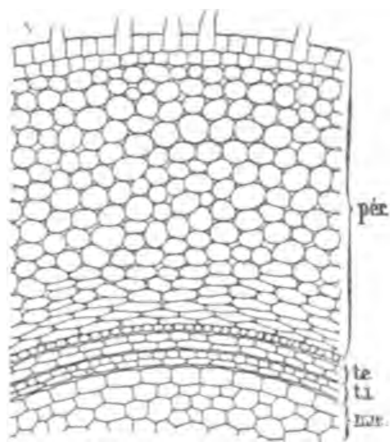


Fig. 32. — *Avena fatua* L. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. e*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

Les deux téguments de l'ovule comprennent chacun deux assises de cellules, celles du tégument interne étant peut-être un peu moins développées que celles du tégument externe. Les cellules épidermiques du nucelle sont beaucoup plus grandes et se distinguent nettement de celles des téguments ovulaires (fig. 32).

Dans le cours du développement, le tégument externe est totalement résorbé. Dès l'apparition des premiers noyaux de l'albumen il n'en reste plus trace. Quant au nucelle, il disparaît bientôt lui-même complètement, à l'exception de l'épiderme.

A l'intérieur du péricarpe, les modifications ne sont pas moins profondes. Au voisinage de l'endocarpe, les cellules du mésocarpe sont constituées par un tissu lacuneux renfermant de la chlorophylle, un véritable « *réseau chlorophyllien* » (fig. 33). C'est en dehors de ces cellules que la résorption du mésocarpe com-

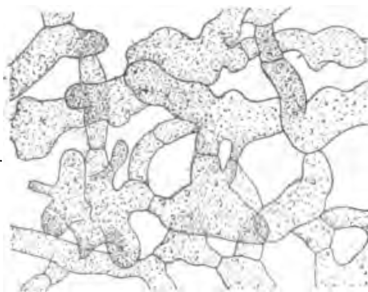


Fig. 33. — *Avena fatua* L. Réseau chlorophyllien (Gr. : 330).

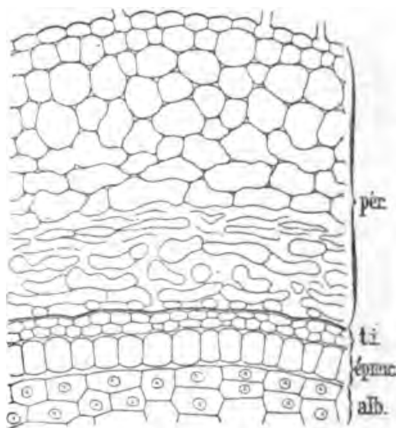


Fig. 34. — *Avena fatua* L. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, péricarpe; *t. i.*, tégument interne : *ép. nuc.*, épiderme du nucelle ; *alb.*, albumen (Gr. : 330).

mence à s'effectuer (fig. 34), pour se continuer désormais dans tous les sens. Un certain nombre de cellules de l'endocarpe persistent.

Un peu avant la maturité, on peut encore retrouver en dedans de l'épicarpe deux à trois assises de cellules, et au voisinage des cellules persistantes de l'endocarpe les derniers vestiges du réseau chlorophyllien.

L'épiderme du nucelle n'apparaît plus que sous la forme d'une bande incolore.

Enfin, à l'état adulte le grain est constitué :

1° Par l'épicarpe, auquel on trouve encore quelquefois

accolées une à deux assises de cellules du mésocarpe ;

2° Par quelques rares cellules du réseau chlorophyllien ;

3° Par quelques cellules de l'endocarpe, constituant les *cellules tubulaires* (analogues à celles du Blé, du Seigle, etc.) ;

4° Par l'enveloppe séminale qui, fortement écrasée, peut être toutefois remise assez nettement en évidence,

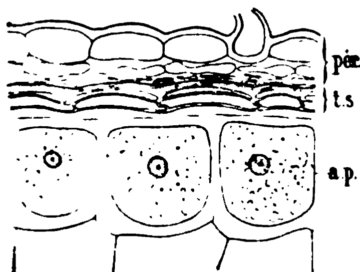


Fig. 35. — *Avena fatua* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe, très réduit ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 675).

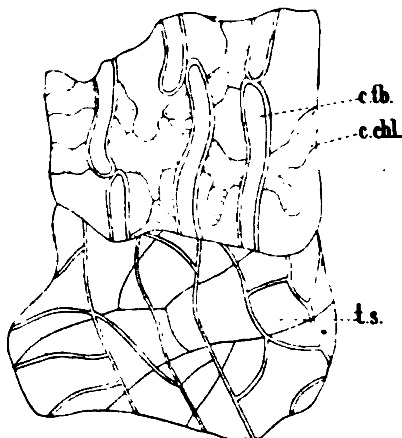


Fig. 36. — *Avena fatua* L. Enveloppes du grain examinées de face et montrant les vestiges du réseau chlorophyllien, *c. chl.*, les cellules tubulaires, *c. tb.*, et le tégument séminal, *t. s.* (Gr. : 330)

après traitement par l'eau de Javel, et examen dans l'acide lactique (fig. 35).

Ces différents éléments sont bien visibles lorsqu'on examine de face les enveloppes du grain (fig. 36).

Tels sont les résultats obtenus par l'étude du développement des *Avena fatua* L., *A. sativa* L., *A. orientalis* Schreb. Ils sont entièrement différents de ceux qui ont été publiés récemment par Tschirch et Œsterle (1), et par suite il est nécessaire d'en faire la comparaison.

Ces auteurs admettent que dès le début du développement, l'épiderme interne de la paroi ovarienne est écrasé. Or, il n'en est rien, et ce que Tschirch et Œsterle ont pris pour cette assise écrasée n'est autre chose qu'une véritable cuti-

(1) Tschirch et Œsterle, *Anatomischer Atlas*.

cule qui se développe peu de temps après la fécondation à la surface de cet épiderme. On conçoit dès lors pourquoi ces auteurs considèrent comme première assise du mésocarpe l'endocarpe lui-même, et comment cette méprise les amène à donner de la structure du fruit une fausse interprétation. Ils ne signalent pas, en effet, l'existence de cellules tubulaires, et dans la figure qu'ils donnent des enveloppes du grain vues de face, ils ont le tort de rapporter au mésocarpe les assises du tégument séminal.

Kudelka avait constaté (1) la persistance du tégument interne de l'ovule.

Harz (2) ne signale pas la présence de cellules tubulaires, mais il admet l'existence d'une enveloppe séminale.

Moeller (3) et Vogl (4) qui, de même, n'ont pas observé de cellules tubulaires, représentent bien une assise correspondant au tégument de la graine, mais ils ont, selon nous, le tort de la désigner sous le nom de « *Querzellenschicht* ». Cette dénomination prête en effet à confusion puisque ces mêmes auteurs donnent la même appellation à l'assise la plus interne du mésocarpe, dans le Blé, le Seigle, l'Orge.

Vogl représente avec plus d'exactitude que Moeller les restes du réseau chlorophyllien qu'il signale sous le nom de « *Mittelschichtrest* ».

Nous pensons, en ce qui nous concerne, avoir établi définitivement la structure de l'enveloppe du grain d'Avoine, en montrant qu'il existe bien dans le genre *Avena* des cellules tubulaires provenant de l'endocarpe, analogues à celles des autres Céréales, et un véritable tégument séminal, ayant pour origine le tégument interne de l'ovule.

(1) Kudelka, *Land. Jahrbücher*, 1875.
(2) Harz, *Land. Samenkunde*, p. 1320.
(3) Moeller, *Mik. der Nahrungs und Genussmittel*, p. 108.
(4) Vogl, *Wicht. veg. Nahrungs und Genussmittel*, p. 111.

X. — CHLORIDÉES.

La paroi ovarienne subit parfois dans ce groupe une résorption des plus profondes, à tel point qu'à la maturité, l'épicarpe seul persiste. C'est ce que l'on observe très nettement dans *Spartina cynosuroides* Roth (fig. 37), où, à l'origine, dix à douze assises cellulaires protègent l'ovule (fig. 38, 39). Le péricarpe du *S. Gouinii* Fourn. ne comprend également que une à deux rangées de cellules.

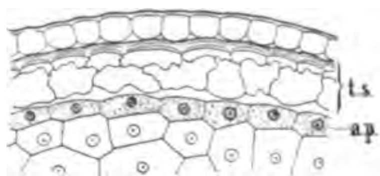


Fig. 37. — *Spartina cynosuroides* Roth. Coupe transversale du fruit mûr. — *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique. De toute la paroi ovarienne, l'épicarpe seul persiste (Gr. : 330).

Dans les genres *Cynodon*, *Enteropogon*, *Chloris*, *Beckmannia*, *Leptochloa*, *Schœnefeldia*, *Dinebra*, *Trichloris*, *Bouteloua*, parmi les espèces du moins que nous avons exa-

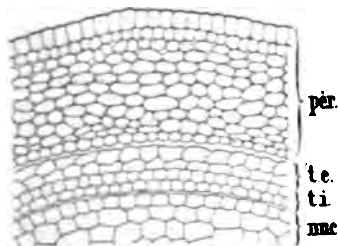


Fig. 38. — *Spartina cynosuroides* Roth. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. e.*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

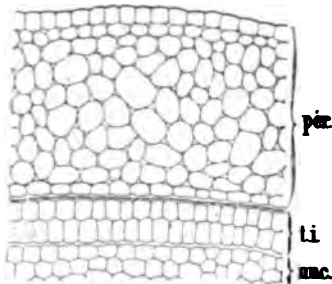


Fig. 39. — *Spartina cynosuroides* Roth. Stade un peu plus avancé. — *per.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

minées, le péricarpe n'acquiert également qu'un faible développement. Il en en est de même chez les *Eleusine* et les *Dactyloctenium* qui présentent une structure particulière, et que nous étudierons plus spécialement à la fin de ce chapitre.

Le tégument séminal réduit à une bande étroite, plus ou moins pigmentée dans *Cynodon ternatum* A. Rich., nombreux *Chloris*, *Beckmannia erucæformis* Host., *Schœnefeldia*, *Trichloris*, est, au contraire, représenté par une, souvent deux assises bien nettes dans les *Ctenium*, *Leptochloa*, *Dinebra*, *Bouteloua*, et principalement les *Spartina* (fig. 37) et *Enteropogon* (fig. 40). Mais c'est dans les genres *Eleusine* et *Dactyloctenium* qu'il atteint le maximum de son développement.

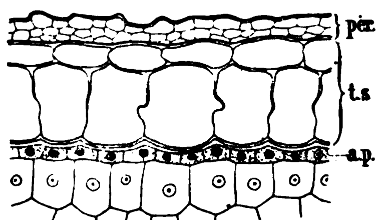


Fig. 40. — *Enteropogon leptophyllum* Benth. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

La coupe longitudinale médiane de l'ovaire d'*Eleusine coracana* Gärtn. montre que l'ovule qui, d'une façon générale chez les Graminées, est longuement inséré sur la paroi ova-

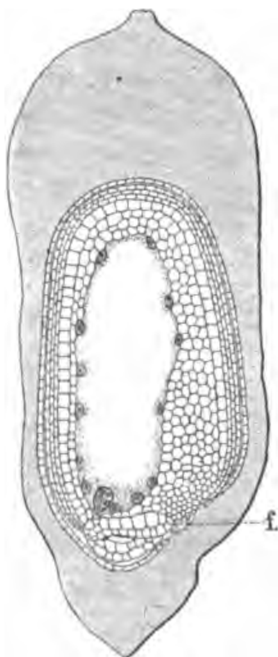


Fig. 41. — *Eleusine coracana* Gärtn. Coupe longitudinale de l'ovaire. — *f*, zone d'insertion de l'ovule.

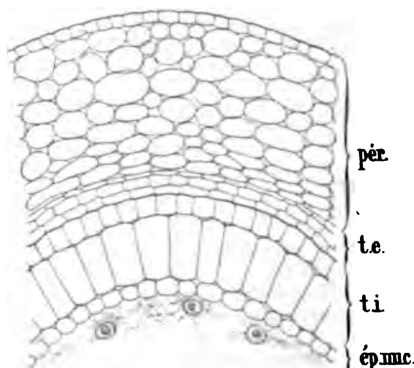


Fig. 42. — *Eleusine coracana* Gärtn. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. e.*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *ep. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

rienne, n'adhère à celle-ci que sur une faible surface (fig. 41).

La coupe transversale permet d'observer de même, que les téguments ovulaires comportent chacun deux assises de cellules, l'assise la plus interne du tégument interne étant de beaucoup la plus développée, et formée de cellules allongées dans le sens radial (fig. 42).

A ce stade, la paroi de l'ovaire est constituée par huit à dix rangées de cellules dont la plus interne est représentée par des éléments étroits, allongés tangentiellement. Ultérieurement, le tégument externe de l'ovule disparaît, en même temps que la zone interne du péricarpe ; le nucelle est également résorbé.

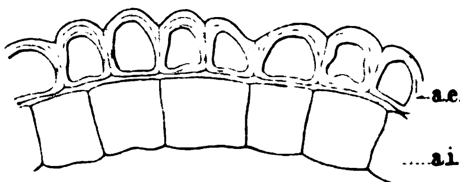


Fig. 43. — *Eleusine coracana* Gärtn. Coupe transversale du tégument séminal, un peu avant maturité. — *a. e.*, assise externe ; *a. i.*, assise interne (Gr. : 330).

Que devient alors le tégument interne ? D'abord quadrangulaires (fig. 43), les cellules de son assise interne s'allongent bientôt tangentiellement tout en conservant leurs membranes minces. Les cellules de l'assise externe épaississent au contraire fortement leurs parois, surtout du côté externe.

A la maturité, on peut observer que la plupart d'entre elles se détachent par leur portion basilaire de l'assise sous-jacente, et la paroi inférieure se rapprochant de la paroi supérieure, la cavité cellulaire devient souvent nulle (fig. 44).

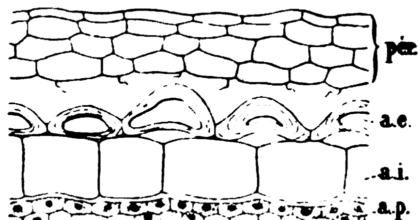


Fig. 44. — *Eleusine coracana* Gärtn. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *a. e.*, assise externe; *a.i.*, assise interne; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Pendant ce temps, la résorption s'est continuée à l'intérieur du péricarpe, qui n'est plus représenté à la maturité que par trois à quatre assises de cellules formant une sorte de mince pellicule, à travers laquelle on voit se dessiner les rides de la graine.

Une structure sensiblement analogue nous a été présentée par *E. indica* Gärtn., *E. oligostachya* Link., *E. Tocussa* Fresen.

Dans le genre *Dactyloctenium*, nous avons suivi le développement (fig. 45) du *D. aristatum* Link., qui peut être considéré, de même que les *D. mucronatum* Willd. et *D. ra-*

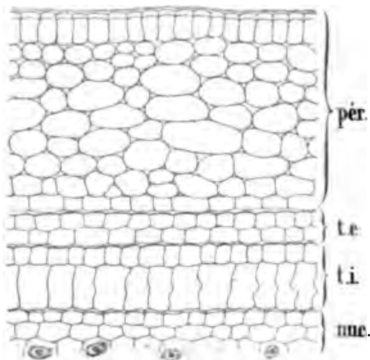


Fig. 45. — *Dactyloctenium aristatum* Link. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. e.*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

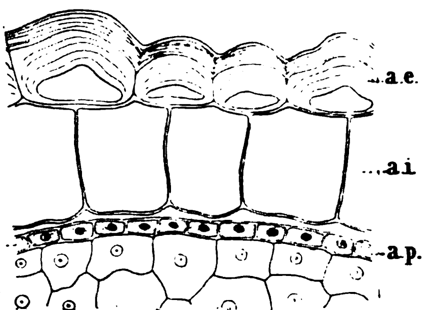


Fig. 46. — *Dactyloctenium aristatum* Link. Coupe transversale du tégument séminal, à maturité. — *a. e.*, assise externe ; *a. i.*, assise interne; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

dulans Beauv., comme une variété du *D. ægyptiacum* Willd.

Ici encore, le tégument interne de l'ovule concourt seul à la formation du tégument de la graine, qui est à maturité plus développé que celui des *Eleusine* (fig. 46).

Comme dans ce dernier genre, le péricarpe est réduit finalement à deux ou trois assises de cellules enveloppant une graine ridée analogue à celle des *Eleusine*.

Dans les deux genres que nous venons d'étudier, l'ovule n'adhérant que faiblement à la paroi de l'ovaire, la graine se trouve à la maturité du fruit facilement libre à l'intérieur du péricarpe. Aussi, dans les genres *Eleusine* et *Dactyloctenium*, le fruit peut-il être considéré comme un achaine à parois très minces.

En ce qui concerne l'*E. coracana*, ce caractère a été mis en évidence par Baillon, qui a fait remarquer que, dans ce cas, les téguments séminaux atteignent, par compensation, une consistance et une épaisseur quelquefois considérables. Cet auteur rappelle à ce sujet l'analogie que présente, sous le rapport du tégument séminal, le fruit des *Eleusine* avec celui des *Crypsis* (1).

XI. — Festucées.

Ce groupe, le plus vaste de toutes les Graminées, puisqu'il comprend près de quatre-vingts genres, va nous présenter, tant au point de vue de la structure du péricarpe que de celle du tégument séminal, les plus grandes variations.

Quelques genres que nous passerons plus spécialement en revue, nous montreront de plus que cette structure peut subir de grandes modifications, lorsque l'on passe d'une espèce à l'autre.

D'une façon générale, le péricarpe est peu développé, du moins dans les espèces que nous avons pu examiner. Dans les genres *Echinaria*, *Sesleria*, *Cynosurus*, *Melica*, *Orthoclada*, *Uniola*, *Briza*, *Desmazeria*, *Schismus*, *Glyceria*, *Bromus*, *Brachypodium*, etc., il comporte en moyenne de deux à quatre assises de cellules, mais parfois une à deux seulement parmi lesquelles l'épicarpe seul est nettement distinct. C'est ce que l'on observe, par exemple, dans les *Gynerium*, *Lamarckia*, *Diplachne*, *Eragrostis*, *Eatonia*, *Kœleria*, *Sphenopus*, *Aeluropus*, *Dactylis*, *Poa*, etc.

Chez certains genres cependant, tels que *Centotheca*, *Diarrhena*, le péricarpe peut atteindre un plus grand développement.

Dans *Diarrhena americana* Beauv., par exemple (fig. 47),

(1) H. Baillon, *Sur les péricarpes libres des Graminées* (Bull. de la Soc. Linn., 1892. — Ibid., *Sur le fruit du Rhizocephalus crucianelloides* Boiss. (*Crypsis crucianelloides* Bal.) (Bull. de la Soc. Linn., 1893).

la paroi de l'ovaire peut comporter à l'origine de douze à quinze assises de cellules. Parmi elles, quelques-unes se trouvent résorbées à la maturité du fruit, mais celles qui persistent acquièrent des dimensions assez considérables. A ce stade, le péricarpe comprend une zone externe sclérifiée formée de quatre assises environ, et une zone interne moins développée, parenchymateuse. L'endocarpe a persisté pres-

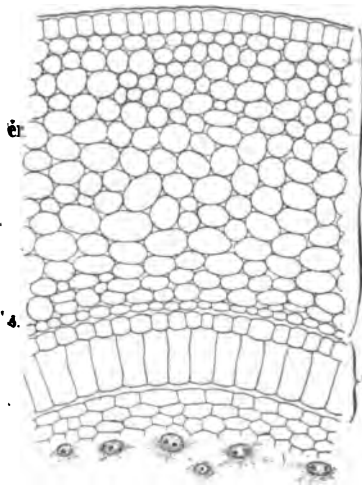


Fig. 47. — *Diarrhena americana* Beauv. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe); *t. i.*, tégument interne (Gr. : 330).

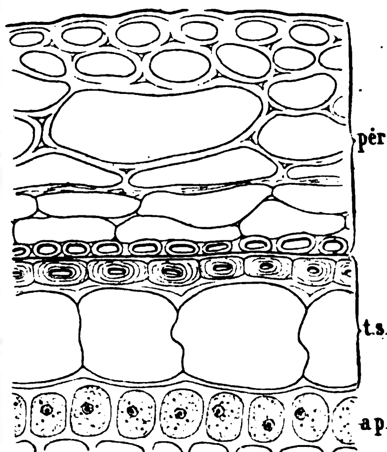


Fig. 48. — *Diarrhena americana* Beauv. — Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t.s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

que totalement sous la forme de cellules tubulaires nettement distinctes (fig. 48).

Dans *Diarrhena japonica* Franch. (fig. 49), le péricarpe, moins développé cependant, présente une structure analogue, les cellules tubulaires étant toutefois moins nombreuses.

Le péricarpe du *D. mandschurica* Maxim. (fig. 50) ne comprend guère qu'une moyenne de quatre assises de cellules dont l'endocarpe présente les mêmes caractères que celui du *D. americana*.

L'existence de cellules tubulaires est plutôt rare dans le groupe des Festucées. Peu nombreuses, par exemple, dans

Ampelodesmos tenax Link., *Melica mutica* Walter, elles le sont davantage, au contraire, dans les *Brachypodium*, *Orthoclada*, *Streptogyne*. Nous venons de voir que dans le genre *Diar-*

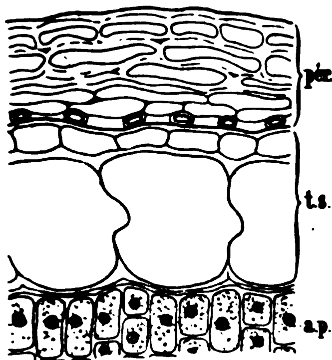


Fig. 49. — *Diarrhena japonica* Franch. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

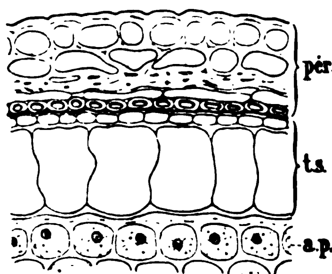


Fig. 50. — *Diarrhena mandschurica* Maxim. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

rhena, elles peuvent être fortement épaissies. Le même fait s'observe dans *Streptogyne crinita* Beauv.

Avant d'aborder le tégument séminal, il y a lieu de faire remarquer la structure particulière que présente dans le genre *Bromus* l'assise du péricarpe voisine du tégument séminal.

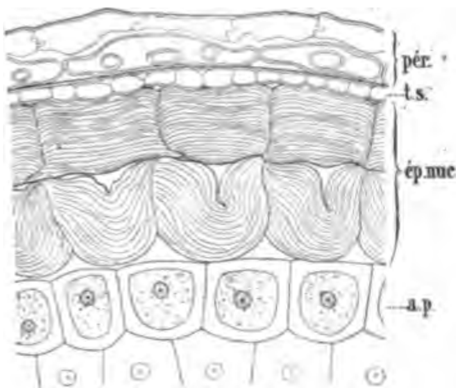


Fig. 51. — *Bromus sterilis* L. Coupe transversale du fruit mûr, après traitement à l'eau de Javel et examen dans l'acide lactique. — *pér.*, péricarpe; *t.s*, tégument séminal; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Cette assise, pourvue à l'origine de chlorophylle, est l'homologue du « *réseau chlorophyllien* » du genre *Avena*. Nous retrouverons encore cette assise nettement différenciée dans le groupe des Hordéées où elle est généralement désignée sous le nom d'assise des « *cellules transversales* ».

Dans les *Bromus*, cette assise se présente en coupe transversale (fig. 51), sous la forme de cellules allongées tangen-

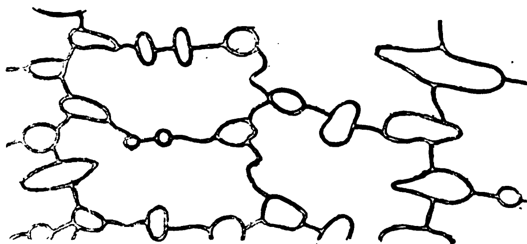


Fig. 51 *bis*. — *Bromus sterilis* L. Assise du mésocarpe, voisine du tégument séminal, vue de face (Gr. : 330).

tiellement, englobant d'autres cellules plus petites, arrondies ou plus ou moins ovoïdes. Lorsque l'on observe cette assise de face (fig. 51 *bis*), on peut voir que les cellules qui la composent présentent entre elles des méats plus ou moins grands, de forme variable, et l'on conçoit facilement que la section transversale présente l'aspect signalé plus haut.

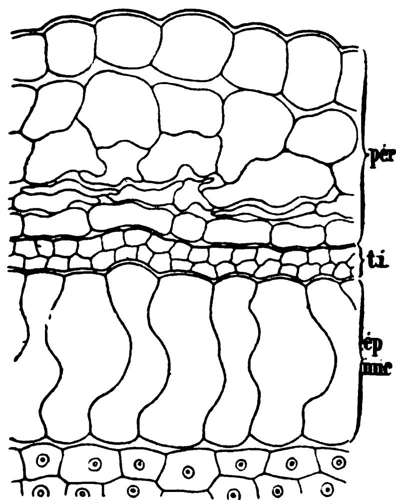


Fig. 52. — *Bromus sterilis* L. Coupe transversale de l'ovaire, à un stade bien antérieur à la maturité du fruit. — *pér.*, paroi ovarienne (péricarpe) ; *t. i.*, tégument interne ; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

Le tégument séminal fait rarement défaut, et encore sa résorption n'est-elle jamais complète, puisqu'on le retrouve au moins sous la forme d'une bande plus ou moins étroite et fortement pigmentée. C'est ce que l'on observe, par exemple, dans les *Gynerium*, *Lamarckia*, *Cynosurus*, *Eatonia*, *Kœleria*, *Sphenopus*, *Poa*, etc.

Parfois, si ce tégument séminal est peu développé, et formé de une, quelquefois deux assises, sa structure cellu-

laire se retrouve toutefois plus nettement : *Echinaria*, *Sesleria*, *Diplachne*, *Eragrostis*, *Melica*, *Streptogyne*, *Briza*, *Aeluropus*, *Dactylis*, *Festuca*, etc.

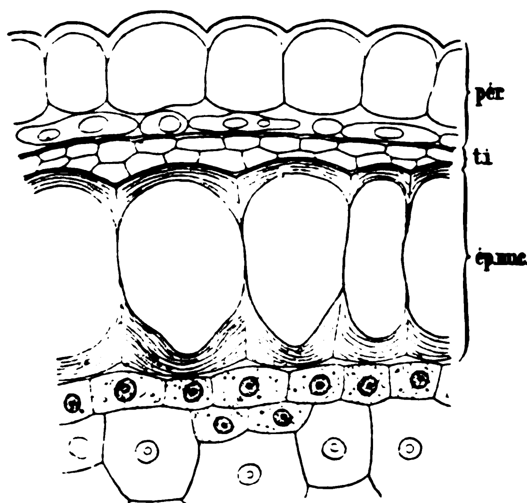


Fig. 53. — *Bromus sterilis* L. Coupe transversale de l'ovaire un peu avant maturité. — *pér*, péricarpe ; *t. i.*, tégument interne ; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

Plus intéressants sont quelques genres que nous allons maintenant passer en revue. Dans *Ampelodesmos tenax*

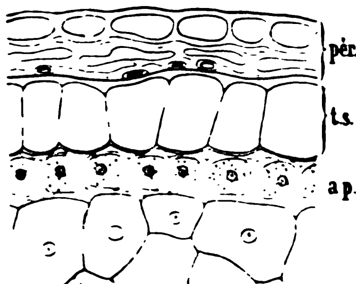


Fig. 54. — *Ampelodesmos tenax* Link. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

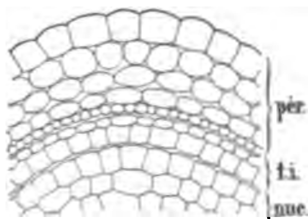


Fig. 55. — *Glyceria spectabilis* Mert. et Koch. Coupe transversale de l'ovaire, peu de temps après la fécondation. — *pér.*, paroi de l'ovaire (péricarpe) ; *t. i.*, tégument interne ; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

Link., le tégument séminal est représenté par une seule assise, mais bien développée, et fortement pigmentée en brun (fig. 54).

Dans le genre *Glyceria*, le tégument séminal présente un développement variable, suivant qu'on s'adresse à telle ou telle espèce. Représenté par deux assises étroites dans les *Glyceria*

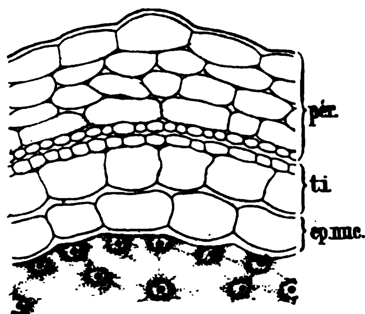


Fig. 56. — *Glyceria spectabilis* Mert et Koch. Stade un peu plus avancé. — *pér.*, paroi de l'ovaire (péricarpe); *t. i.*, tégument interne; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

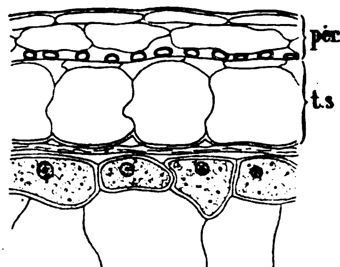


Fig. 57. *Glyceria spectabilis* Mert et Koch. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t.s.*, tégument séminal (Gr. : 330).

fluitans R. Br. et *G. maritima* Wahl., le tégument acquiert, au contraire, un développement beaucoup plus considérable dans *G. spectabilis* Mert. et Koch et *G. nervata* Trin. Des

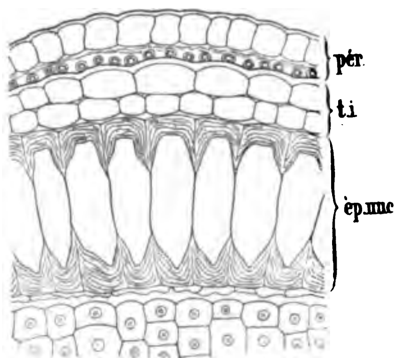


Fig. 58. — *Brachypodium pinnatum* Beauv. Coupe transversale de l'ovaire, un peu avant maturité. — *pér.*, péricarpe ; *t. i.*, tégument interne; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

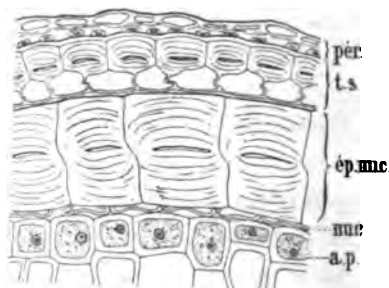


Fig. 59. — *Brachypodium sylvaticum* R. et Sch. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle ; *nuc.*, nucelle ; *a.p.*, assise protéique (Gr. : 330).

deux assises, la plus interne atteint ici d'assez fortes dimensions, et renferme un abondant pigment brun noirâtre.

Le développement est indiqué dans les fig. 55, 56, 57.

Ce tégument offre dans le genre *Brachypodium* une tout autre structure. Les cellules qui composent l'assise la plus externe sont fortement épaissies et ne laissent qu'un lumen étroit; l'assise interne, au contraire, a conservé ses parois beaucoup plus minces (fig. 58, 59).

Dans le genre *Schismus*, le tégument séminal est encore représenté par deux assises de cellules, la plus interne étant dans les *S. marginatus* Beauv., *S. tuberculatus* (*Castellia tuberculata* Tin.), par exemple, de beaucoup la plus déve-

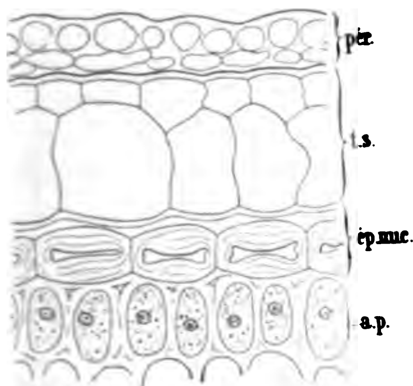


Fig. 60. — *Schismus marginatus* Beauv. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t.s*, tégument séminal; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

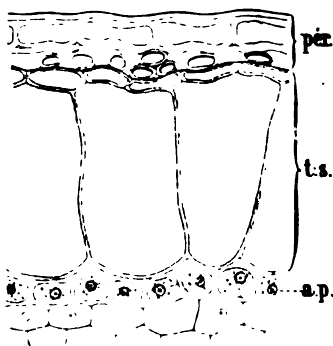


Fig. 61. — *Orthoclada laxa* Beauv. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

loppée (fig. 60). Mais là où le tégument séminal atteint son maximum de développement c'est dans les genres *Diarrhena*, *Orthoclada*, *Uniola*.

Dans les *D. americana* Beauv. (fig. 48), *D. japonica* Franch. (fig. 49), *D. mandschurica* Maxim. (fig. 50), il provient, comme toujours, du tégument ovulaire interne, et comprend deux assises de cellules, la plus interne pouvant atteindre dans les deux premières espèces de grandes dimensions. L'assise externe est formée de cellules dont les parois fortement épaissies ne laissent souvent qu'un étroit lumen (fig. 48).

Dans *Orthoclada laxa* Beauv. (fig. 61), la structure est analogue.

Parmi les espèces du genre *Uniola* que nous avons étudiées, l'*U. longifolia* Scribn. est celle où il atteint le plus grand développement, les cellules de l'assise interne pouvant acquérir un volume double de celles de l'*U. latifolia* Michx (fig. 62, 63).

Dans *U. latifolia* Michx. (fig. 63) les cellules de l'assise

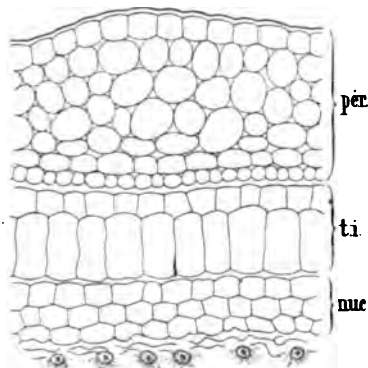


Fig. 62. — *Uniola latifolia* Michx. Coupe transversale de l'ovaire jeune. — *pér.*, paroi de l'ovaire (péricarpe) ; *t. i.*, tégument interne ; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

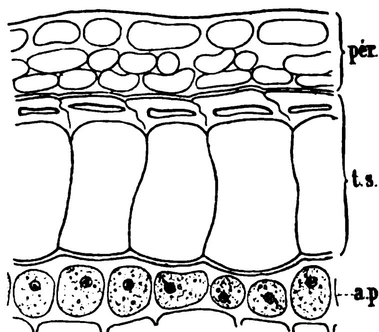


Fig. 63. — *Uniola latifolia* Michx. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *a.p.*, assise protéique (Gr. : 330).

externe sont en général fortement épaissies. Celles de l'assise interne, à parois minces, sont très allongées dans le sens radial. Elles sont plutôt quadrangulaires, et en tout cas moins développées dans *U. gracilis* Michx.

L'épiderme du nucelle ne persiste dans la plupart des cas que sous la forme d'une bande hyaline, plus ou moins développée : *Lamarckia*, *Cynosurus*, *Eatonia*, *Sphenopus*, *Desmazeria*, *Festuca*, *Scleropoa*, dans laquelle il n'est plus possible le plus souvent de retrouver la structure cellulaire. Mais dans les genres *Bromus* et *Brachypodium*, cette assise prend un développement véritablement exagéré.

Dans le *Bromus sterilis* L., par exemple, alors que l'albumen est presque totalement formé et que le nucelle se

réduit à son épiderme, les cellules de celui-ci s'allongent fortement dans le sens radial, tout en conservant leurs parois minces (fig. 52). Mais bientôt elles commencent à s'épaissir sur les faces tangentielles (fig. 53), et l'épaississement s'accentuant de plus en plus, la cavité des cellules est bientôt réduite à néant (fig. 54). L'épiderme du nucelle offre alors l'aspect d'une large bande hyaline dans laquelle les membranes peuvent être remises en évidence, après traitement à l'eau de Javel et examen dans l'acide lactique (fig. 54).

Ce développement de l'épiderme du nucelle semble constant dans le genre *Bromus*, où nous l'avons observé dans de nombreuses espèces.

Vogl le mentionne dans le *B. secalinus* (1).

Le même fait s'observe également dans le genre *Brachypodium* (fig. 58, 59) où l'on peut signaler de plus, au-dessous de l'épiderme, l'existence de cellules écrasées, restes du nucelle.

XII. — Hordéées.

Les genres *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, sont ceux qui, de toutes les Graminées, ont donné lieu au plus grand nombre d'observations. Le grain de Blé, en particulier, méritait parmi les autres Céréales une étude spéciale, aussi les opinions émises sur la structure de ce fruit sont-elles nombreuses, et nous ne pouvons commencer l'étude de ce groupe sans les passer rapidement en revue.

C'est dans le mémoire de Payen « *Sur le développement des végétaux* » (2), cité dans notre Historique, que l'on trouve les premières notions sur l'histologie du grain de Blé; mais le premier travail réellement important sur cette question est dû à Trécul (3), qui a bien observé les modifications profondes que subit le fruit pendant le cours de son déve-

(1) Vogl, *Wicht. veg. Nahrungs. und Genussmittel*, p. 38.
(2) Payen, *Savants étrangers*. t. IX, 1846.
(3) Trécul, *C. R. Acad. des Sc.*, t. XLIV, 1857, p. 450.

loppement. Nous verrons toutefois que l'interprétation donnée par cet auteur du tégument séminal est fausse.

En 1875, Kudelka (1) donne sur le développement et la structure du fruit et de la graine des Céréales, des indications précises sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir.

Mais en 1884, Aimé Girard (2) amène, nous l'avons dit, une nouvelle confusion dans l'appellation des enveloppes séminales.

« Au-dessous du péricarpe, dit-il, se rencontrent les trois téguments qui, appartenant à la graine proprement dite, en entourent de toutes parts l'amande farineuse. C'est d'abord le *testa* coloré tantôt en jaune, tantôt en rouge, fait de cellules aplaties dont les parois se touchent à ce point que son image, lors de la reproduction photographique, s'accuse par une simple ligne noire. C'est ensuite l'*endoplèvre* dont la reproduction photographique permet de caractériser la constitution en longues cellules écrasées et à parois presque tangentes.

« C'est enfin le *tégument séminal* ou membrane embryonnaire, formé de grosses cellules transparentes, de section rectangulaire, à angles arrondis et à surface généralement convexe du côté de l'albumen. »

Nous verrons ultérieurement, dans l'étude du développement, combien est fausse une telle interprétation, le testa devant être considéré seul comme tégument séminal, le *tégument séminal* d'Aimé Girard n'étant autre chose que l'assise la plus externe de l'albumen (*ancienne assise à gluten*, *phytocystes à gluten de H. Baillon*, *assise protéique*).

En 1888, les travaux de Jumelle (3) tendent à faire donner du fruit du Blé et de celui des Graminées en général, une nouvelle interprétation, cet auteur admettant la disparition complète des téguments de la graine.

(1) Kudelka, *Land. Jahrbücher*, 4, 1875.
(2) A. Girard, *Ann. de Chim. et de Phys.*, 6e série, t. III, 1884.
(3) H. Jumelle, *C. R. Acad. des Sc.*, 107, 1888, p. 285.

Enfin Tschirch et Œsterle (1), en 1895, ont nettement établi la structure du fruit mûr.

Par suite de cette diversité d'opinions, il semblait intéressant de reprendre la question, et l'étude du grain de Blé a été précisément le point de départ de nos recherches.

Une coupe longitudinale de l'ovaire de *Triticum polonicum* L., au moment de la fécondation, montre que l'ovule est fixé à la paroi de l'ovaire par une ligne d'attache assez longue, et qu'il est en réalité dépourvu de funicule (fig. 64).

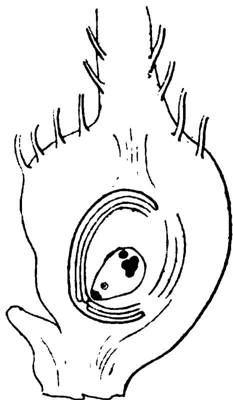


Fig. 64. — *Triticum polonicum* L. Coupe longitudinale de l'ovaire à l'époque de la fécondation.

En coupe transversale, la paroi ovarienne comporte, selon la zone que l'on considère, un nombre variable d'assises de cellules, de dix à vingt-cinq, dont la plus interne se distingue nettement par ses éléments plus petits, des assises voisines.

L'ovule est bitégumenté, chaque tégument comprenant deux assises de cellules recouvrant le nucelle (fig. 65).

Peu de temps après la fécondation, les deux assises du tégument externe de l'ovule sont résorbées, en même temps que la majeure partie du nucelle dont l'épiderme prend bientôt un développement considérable, sous forme de longues cellules allongées radialement (fig. 66).

Dans la paroi ovarienne, les cellules voisines de l'épiderme interne sont devenues nettement distinctes des assises sus-jacentes, à la fois par leur contenu et par leur dimension. Elles sont allongées tangentiellement et renferment de la chlorophylle. L'amidon y fait presque totalement défaut.

A un stade un peu plus avancé, la résorption commence à s'opérer en dehors de ces cellules chlorophylliennes, et presque tout le mésocarpe disparaît bientôt. En dedans, l'épi-

(1) Tschirch et Œsterle, *Anat. Atlas*, 1895.

derme interne se résorbe en partie, principalement dans la zone voisine du point d'attache de la graine sur la paroi ovarienne. Les cellules épidermiques du nucelle présentent

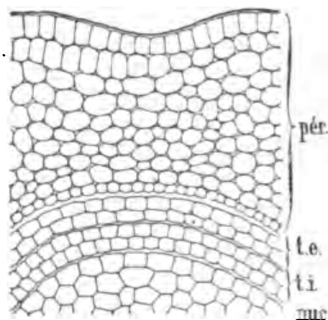


Fig. 65. *Triticum polonicum* L. Coupe transversale de l'ovaire à l'époque de la fécondation. — *pér.*, paroi de l'ovaire (péricarpe); *t. e.*, tégument externe; *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle (Gr. : 330).

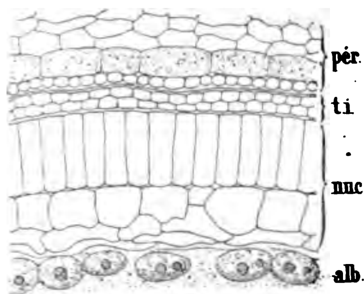


Fig. 66. — *Triticum polonicum* L. Coupe transversale de la partie interne de l'ovaire après la disparition du tégument externe. — *pér.*, zone interne de la paroi de l'ovaire (péricarpe); *t. i.*, tégument interne; *nuc.*, nucelle; *alb.*, albumen (Gr. : 330).

elles-mêmes de grandes modifications. Par suite de la pression exercée par l'albumen, elles deviennent quadrangulaires et s'épaississent fortement sur leur côté externe et interne, pour ne conserver qu'un lumen très étroit.

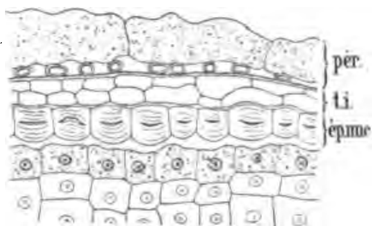


Fig. 67. — *Triticum polonicum* L. Coupe transversale de la partie interne de l'ovaire, un peu avant maturité. — *pér.*, cellules chlorophylliennes et vestiges de l'endocarpe (cellules transversales et cellules tubulaires); *t. i.*, tégument interne; *ép. nuc.*, épiderme du nucelle (Gr. : 330).

A ce stade, l'assise externe de l'albumen s'est elle-même nettement différenciée, pour donner dans la suite l'assise protéique (fig. 67).

A la maturité, le grain présente en résumé (fig. 68) la structure suivante :

Extérieurement, un épicarpe formé de cellules épaissies; au-dessous, deux à trois assises du mésocarpe offrant une structure analogue. Puis vient une rangée de cellules ponctuées, et fortement allongées dans le sens tangentiel. Ces

cellules, qui ne sont autre chose que les cellules chlorophylliennes dont nous avons parlé au début, sont désignées par les auteurs qui se sont occupés de la structure du fruit des Céréales sous le nom de *cellules transversales* (*Querzellenschicht* des Allemands).

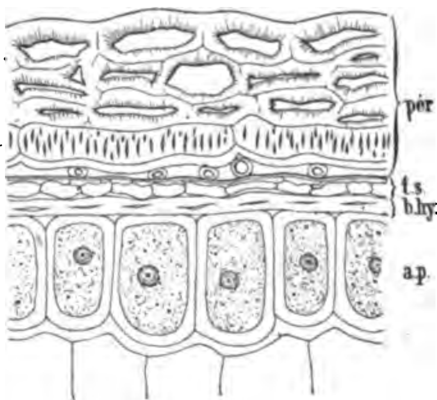


Fig. 68. *Triticum polonicum* L. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe ; *t. s.*, tégument séminal ; *b. hy.*, bande hyaline (épiderme du nucelle); *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Sous les cellules transversales, et principalement sur la face dorsale du grain, un certain nombre de cellules de l'endocarpe persistent. Ces cellules, qui apparaissent en coupe transversale, sous forme de disques plus ou moins épaissis, affectent, vues de face, l'aspect de tubes plus ou moins sinueux, tantôt séparés, tantôt accolés sur une plus ou moins grande portion de leur longueur. Ce sont les « *cellules tubulaires* » (*Schlauchzellen* de Vogl, *Knittelzellen* de Hohmel).

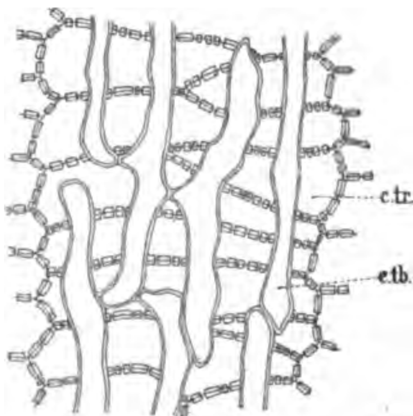


Fig. 69. — *Triticum polonicum* L. Cellules transversales, *c.tr.*, et cellules tubulaires, *c.tb.*, vues de face (Gr. : 330).

Bien que certains auteurs n'en aient pas fait mention, elles sont cependant faciles à observer lorsqu'on examine de face des lambeaux de tégument (fig. 69).

Quant au *tégument séminal*, qui provient du tégument ovulaire interne, il est toujours possible de le retrouver,

après immersion des coupes dans l'eau de Javel, puis examen dans l'acide lactique. Il est formé de deux couches de cellules assez étroitement appliquées l'une contre l'autre, et renfermant un pigment brun ou jaunâtre (fig. 68).

Sous le tégument séminal, l'épiderme du nucelle apparaît sous la forme d'une *bande hyaline* dont la structure cellulaire n'est pas toujours facile à retrouver.

L'*assise protéique* située au-dessous, se distingue nettement, à la fois par sa forme et son contenu, des assises sous-jacentes de l'albumen.

La persistance du tégument séminal dans le grain de Blé, d'après ce qui vient d'être dit, n'est donc pas douteuse, contrairement à l'opinion émise par Jumelle, et s'il n'est pas toujours facile de l'observer en coupe transversale, il est toujours possible de le retrouver en examinant de face les enveloppes du fruit.

Harz (1), Moeller (2), en constatent bien d'ailleurs la présence, et plus récemment Tschirch et Œsterle (3), ainsi que Vogl (4), en font également mention.

Maintenant que nous connaissons la structure du Blé, il est facile d'interpréter la valeur des résultats obtenus par les différents auteurs qui ont abordé la même question.

Trécul qui, le premier, a suivi le développement du grain de Blé, et qui a bien observé la résorption de la presque totalité du mésocarpe, a eu le tort de considérer les *cellules transversales* comme constituant l'endocarpe lui-même. Il n'a pas vu, en réalité, l'épiderme interne, et il ne signale pas à la maturité du fruit les *cellules tubulaires*.

D'autre part, il admet la persistance des deux téguments ovulaires : le tégument externe d'après lui donnerait le véritable tégument séminal, tandis que le tégument interne persisterait sous forme de la *bande hyaline*. Nous sa-

(1) Harz, *Land. Lamenkunde*, p. 1211.
(2) Moeller, *Mik. der Nahrungs und Genussmittel*, p. 93.
(3) Tschirch et Œsterle, *Anat. Atlas*, 1895.
(4) Vogl, *Wicht. veg. Nahrungs und Genussmittel*, p. 65.

vons ce que l'on doit penser d'une telle interprétation.

Kudelka, au contraire, a parfaitement observé l'origine des cellules chlorophylliennes, et indiqué la résorption incomplète des cellules de l'endocarpe. Il admet également, à maturité, la persistance des téguments séminaux et de l'épiderme du nucelle.

Nous savons quelle valeur on doit attribuer aux conclusions du travail d'Aimé Girard qui a considéré l'*assise protéique* comme tégument séminal.

Harz et Tschirch, bien que n'ayant pas suivi le développement du grain, arrivent de leur côté à une conclusion identique à la nôtre, en considérant les *cellules tubulaires* comme vestiges de l'endocarpe, et en admettant la persistance du tégument séminal.

Dans les différentes espèces de *Triticum* que nous avons examinées, la structure est toujours sensiblement la même que celle que nous avons indiquée précédemment. Suivant les espèces, le péricarpe est plus ou moins développé. Il peut arriver parfois (*T. monococcum* L., par exemple), que l'on trouve directement au-dessous de l'épicarpe les *cellules transversales*, les autres cellules du mésocarpe ayant été résorbées.

Les différences les plus importantes ne portent guère que sur la largeur en sens tangentiel des *cellules transversales*, sur l'épaisseur de leurs parois, et aussi sur la structure des *cellules tubulaires*. Dans *T. monococcum* L., les cellules ont des parois beaucoup moins épaisses que dans les autres espèces.

Dans *T. Spelta* L., où Tschirch et Œsterle n'indiquent pas la présence de *cellules tubulaires*, elles ne font cependant pas défaut.

Les genres *Secale*, *Hordeum*, *Agropyrum*, *Lolium*, *Ægilops*, *Elymus*, présentent au point de vue du développement les mêmes caractères que le genre *Triticum*. Il n'y a que l'examen de face des diverses enveloppes, qui permette de déceler les différences.

Dans le genre *Secale*, les *cellules tubulaires*, moins nombreuses peut-être que dans le genre *Triticum*, existent cependant, et c'est à tort que Tschirch et Œsterle les mentionnent comme manquant quelquefois ou indistinctes.

Harz, Moeller, Vogl signalent leur existence.

Le développement de l'Orge a été bien suivi par Johannsen (1).

Avant lui Kudelka (2) avait déjà observé les principales modifications qui s'opèrent dans *Hordeum vulgare* L.; plus tard Tschirch et Œsterle ont suivi le développement de l'*H. distichum* L.

Les *H. zeocriton* L., *trifurcatum* Ser., *murinum* L., que nous avons étudiés, présentent avec les précédents la plus grande analogie.

D'une façon générale dans le genre *Hordeum*, les *cellules transversales* comportent deux assises à membranes plus minces que dans les genres *Triticum* et *Secale*. D'autre part les *cellules tubulaires* sont très rares, et, lorsqu'elles existent, elles sont à parois très délicates.

Les genres *Ægilops*, *Agropyrum*, *Elymus*, *Asprella*, ne présentent rien de particulier. Les *cellules transversales*, à parois généralement minces, s'y observent toujours avec la plus grande netteté. Dans *Asprella Hystrix* Link., elles renferment un abondant pigment rose violacé. Les *cellules tubulaires*, généralement très rares, s'observent cependant en assez grand nombre dans le genre *Asprella*.

Le tégument séminal, à peine distinct dans le genre *Lepturus*, est généralement bien net dans tous les autres genres cités plus haut.

La *bande hyaline*, toujours bien visible, atteint son maximum de développement dans *Lepturus incurvatus* Trin. et le genre *Lolium* (3). Elle provient certainement ici des deux à trois assises les plus externes du nucelle.

(1) W. Johannsen, *Medd. fra Carlsberg Laboratoriet*, 1883.

(2) Kudelka, *Land. Jahrbücher*, 1875.

(3) Je rappelle ici que j'ai signalé la présence pour ainsi dire constatée

On peut voir, d'après ce qui précède, que dans le groupe des Hordéées, l'existence de « *cellules transversales* » nettement différenciées dès le début du développement de l'ovaire, est un caractère constant, au moins chez tous les genres que nous avons examinés.

Les « *cellules tubulaires* » très développées dans les *Triticum, Secale*, présentent aussi une structure toute spéciale.

Ces deux éléments sont généralement variables d'un genre à l'autre, et on a pu tirer de la différence de leur structure, de précieuses indications dans les recherches de falsifications des farines.

XIII. — Bambusées.

Les auteurs les plus récents distinguent dans ce groupe les Eubambusées, les Dendrocalamées, les Mélocannées et les Arundinariées, et Baillon (1) donne du fruit les caractères suivants.

Chez les *Eubambusées*, le péricarpe mince est adhérent à la graine. Dans les *Dendrocalamées* et les *Mélocannées* le péricarpe non adhérent à la graine est charnu ou crustacé. Les *Arundinariées* ont au contraire leur péricarpe mince plus ou moins adhérent à la graine.

Ces caractères si différents montrent tout l'intérêt qu'il pourrait y avoir à suivre dans ces différentes tribus le développement du tégument séminal. Malheureusement, une étude de ce genre dans nos régions est pour ainsi dire impossible, en raison de la difficulté de se procurer les échantillons adultes.

Aussi nos recherches n'ont-elles pu porter que sur deux espèces appartenant l'une à la tribu des Dendrocalamées, le

dans *Lolium temulentum* L., de filaments mycéliens existant entre l'assise protéique et la bande hyaline. C'est probablement à ce champignon qu'il faut rapporter les effets toxiques de l'Ivraie (*Journ. de Botan. de Morot*, août 1898).

(1) Baillon, *Hist. des Plantes*, t. XII, 1894, p. 148.

Dendrocalamus Hamiltoni Munro, l'autre à celle des Arundinariées, *Arundinaria senanensis* Franch (1).

Les échantillons de *D. Hamiltoni* offrent une structure toute différente de celle indiquée par Baillon. En parlant de la graine cet auteur dit en effet : *semen a pericarpio indurato liberum* (2).

Parmi les neuf espèces qu'indique Hackel, la nôtre fait-elle exception ? Il serait permis de le supposer.

En effet, la graine n'est ici nullement libre. Le tégument séminal, représenté par deux bandes étroites où toute structure cellulaire est impossible à distinguer, vient s'accoler intimement à la paroi du péricarpe. Ce dernier, assez développé, comprend une zone externe sclérifiée, et une zone interne parenchymateuse plus ou moins écrasée. En dedans, l'endocarpe est représenté par de nombreuses cellules tubulaires, bien développées, contre lesquelles viennent s'appliquer les restes du tégument séminal.

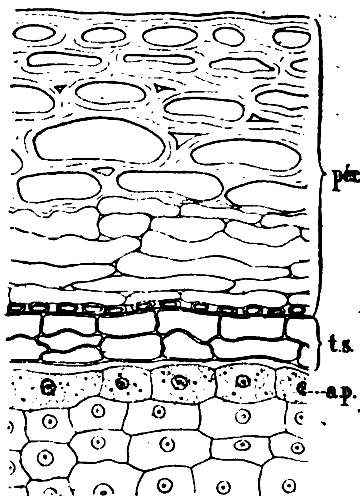


Fig. 70. — *Arundinaria senanensis* Franch. Coupe transversale du fruit mûr. — *pér.*, péricarpe; *t. s.*, tégument séminal; *a. p.*, assise protéique (Gr. : 330).

Ce qui a pu faire croire que la graine est libre, c'est que la portion externe du péricarpe peut se détacher assez facilement, mais en abandonnant avec la graine la zone la plus interne du fruit.

Dans *Arundinaria senanensis* Franch. (fig. 70), où la graine adhère aussi au péricarpe, ce dernier est bien développé. Il comprend extérieurement cinq à six assises de cellules sclé-

(1) C'est à l'obligeance de M. le professeur Cornu et à celle de M. Franchet que nous devons ces deux espèces.

(2) H. Baillon, *Hist. des Plantes*, t. XII, p. 246.

rifiées et au-dessous un nombre égal d'assises de cellules parenchymateuses. Les cellules tubulaires sont nombreuses et forment un anneau presque complet.

Le tégument séminal est représenté par une moyenne de deux assises cellulaires bien développées.

CONCLUSIONS

Il nous reste maintenant à exposer les données qui découlent du présent travail.

Nos recherches ayant porté sur près de cent vingt genres, chez un bon nombre desquels nous avons suivi le développement, nous pensons pouvoir énoncer sur la structure si controversée du fruit des Graminées les conclusions suivantes.

1° L'ovule, longuement inséré, dans la grande majorité des cas, sur la paroi ovarienne, n'y adhère au contraire que par une faible portion dans les genres *Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Crypsis*, *Sporobolus*.

2° L'ovule est toujours bitégumenté, et chaque tégument ne comporte, d'une façon générale, que deux assises cellulaires seulement. Parmi les genres que nous avons examinés, les *Zea*, *Tripsacum*, *Coix*, du groupe des Maydées, font exception à cette règle. Nous avons vu, en effet, que les téguments ovulaires peuvent, dans ces genres, comporter ensemble six et huit assises de cellules. Dans les *Saccharum*, *Miscanthus*, le tégument externe peut être formé, lui aussi, de trois à quatre assises.

3° Des deux téguments ovulaires, l'externe est constamment résorbé, peu de temps après la fécondation, de telle sorte que le *tégument interne concourt seul à la formation du tégument séminal*.

4° Les modifications qui peuvent se produire dans le péricarpe sont nombreuses.

Il est très rare que la paroi ovarienne ne subisse pas progressivement une résorption plus ou moins prononcée, dans le cours du développement.

Ce fait s'observe cependant dans les *Crypsis* et les *Sporobolus*, mais l'on sait que dans ces genres, la résorption se fait pour ainsi dire d'un seul coup, à la maturité du fruit, le péricarpe, à l'exception de ses assises externe et interne, se transformant en mucilage.

D'une façon générale, la résorption est plus ou moins complète et peut présenter plusieurs cas.

A. La résorption s'accomplit sans discontinuité de l'endocarpe vers la périphérie, l'épicarpe étant parfois la seule assise persistante : *Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Spartina*, etc.

B. L'endocarpe est totalement résorbé, mais l'assise supérieure reste intacte, et c'est en dehors d'elle que s'accomplit la résorption qui peut ne respecter que l'épicarpe : *Bromus*.

C. L'endocarpe persiste, soit en partie (nombreux cas), sous forme de cellules allongées dans le sens du grand axe du grain, et dites « *cellules tubulaires* », soit en entier, sous forme d'un anneau scléreux à cellules plus ou moins épaissies : *Stipa*, *Piptatherum*.

Il en est de même pour l'assise immédiatement en contact avec l'endocarpe, laquelle renferme à l'origine de la chlorophylle. Nettement différenciée dans le groupe des Hordéées, elle y constitue l'assise dite des « *cellules transversales* » dont les parois se sclérifient le plus souvent.

C'est en dehors de cette assise que la résorption s'opère comme dans les cas précédents, en prenant une plus ou moins grande extension.

Il peut arriver quelquefois qu'au voisinage de cette assise de cellules transversales, d'autres assises du mésocarpe ne soient pas atteintes par la résorption.

Il résulte de là que la résorption totale de la zone interne du péricarpe est loin d'être un fait constant, contrairement à ce que l'on a dit généralement, en donnant la définition du *caryopse*. La résorption de la zone moyenne est certainement le cas le plus fréquemment observé.

5° La nature des cellules qui composent le péricarpe est

des plus variables, et il semble impossible de déduire des faits observés une loi générale.

Toutefois, lorsque des bractées sont fortement accolées à la paroi du fruit, auquel elles constituent en réalité une enveloppe protectrice, le péricarpe est en général peu développé, et ses cellules conservent leurs membranes minces. Ce fait est parfaitement évident dans les *Zea*, *Coix*, *Euchlæna*, *Tripsacum*. On sait que dans le premier genre le fruit est libre, tandis que chez les autres il est enveloppé dans une coque excessivement dure. Or, dans le Maïs, le péricarpe est très développé, fortement sclérifié même dans la zone externe. Au contraire, dans les *Coix*, *Euchlæna*, *Tripsacum*, il est réduit à quelques assises à parois minces.

Dans le genre *Zizaniopsis*, nous avons vu également que le péricarpe, fortement sclérifié extérieurement, est composé dans la zone interne de quelques assises parenchymateuses.

Le *Sporobolus heterolepis* nous a présenté un péricarpe tout différent des autres espèces; sclérifié dans la zone externe, il se transforme en mucilage dans la zone interne.

6° Le tégument séminal, qui provient toujours, comme nous l'avons dit, du tégument interne de l'ovule, fait rarement défaut. La résorption de ce tégument n'est en effet jamais complète, à proprement parler, car si sa structure cellulaire n'est plus distincte, il apparaît au moins sous la forme d'une bande plus ou moins étroite et pigmentée. Sa résorption n'a pas lieu au même titre que celle du tégument externe, dont il ne reste plus aucune trace à la maturité.

Le tégument séminal comprend tantôt une, tantôt deux assises cellulaires. Dans ce dernier cas, la plus interne est toujours la plus développée, et peut même acquérir dans certains genres de grandes dimensions : *Phænosperma*, *Uniola*, *Diarrhena*, *Glyceria*, etc.

Le développement de cette assise est en raison directe de la pigmentation, et, de la couleur d'un fruit, on peut préjuger

du développement que comporte le tégument séminal, la matière pigmentaire ne se trouvant qu'exceptionnellement en dehors du tégument séminal, dans la zone interne du péricarpe (*Asprella Hystrix*) ou à la fois dans cette même zone et l'assise protéique (*Maïs colorés*).

Quel que soit le développement du tégument séminal, il présente toujours, à part de rares exceptions (*Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Zizaniopsis*, par exemple), une adhérence étroite avec le péricarpe.

7° Enfin, l'épiderme du nucelle peut persister lui-même, tantôt sous forme d'une bande hyaline à structure cellulaire plus ou moins nette, tantôt au contraire, et dans les genres *Bromus* et *Brachypodium* en particulier, il peut acquérir un développement considérable et concourir à la protection de la graine.

De ce qui précède, il ressort qu'à l'exception des *Eleusine*, *Dactyloctenium* et *Zizaniopsis* qui sont de véritables achaines, et des *Crypsis* et *Sporobolus* qui sont des caryopses particuliers, le fruit des Graminées est bien un *caryopse*, c'est-à-dire un fruit dans lequel, à la maturité, le tégument séminal est soudé étroitement avec le péricarpe.

Nos conclusions sont donc tout à fait différentes de celles émises par Jumelle, conclusions sur lesquelles Van Tieghem a cru pouvoir s'appuyer récemment pour classer les Graminées parmi les Inséminées.

Pour ce savant, en effet, le groupe des « Inséminées » comprend notamment les plantes dans lesquelles le nucelle et le tégument ou les téguments ovulaires sont détruits après la fécondation par l'assise digestive de l'albumen, qui vient se souder avec la paroi interne du fruit, lequel peut lui-même être partiellement résorbé.

Mais nous avons vu que les Graminées ne peuvent être considérées comme possédant des fruits à graine sans tégument. Si ce tégument n'est souvent que peu apparent, cela résulte évidemment de ce qu'il ne provient que du tégument ovulaire interne, dont les deux assises elles-

mêmes sont minces à l'origine, et ne prennent ordinairement qu'un faible développement pendant la maturation.

Comprimées par l'albumen en voie de formation, ces deux minces assises sont plus ou moins écrasées, et l'on conçoit aisément qu'il soit souvent difficile de les retrouver à l'état adulte.

RECHERCHES

SUR

LE NANISME VÉGÉTAL

Par PAUL GAUCHERY

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE NANISME

Tous les êtres organisés sont susceptibles d'éprouver dans leur croissance diverses modifications, qui tantôt les portent à un développement extraordinaire, tantôt les retiennent dans des limites plus étroites que de coutume.

Les faibles tailles sont celles des nains, car en général on donne le nom de nains à tous les individus dont la taille est de beaucoup inférieure à la moyenne de leur espèce; mais on ne sait quel est le plus haut degré de la petite taille auquel le nom de nain peut convenir.

Le nain et le géant forment les deux termes extrêmes pour une espèce donnée, variables selon les circonstances, mais qu'elle ne peut cependant pas dépasser de beaucoup, en deçà comme au delà.

Is. Geoffroy Saint-Hilaire (1) réserve le nom de nains aux individus dont l'exiguïté de la taille dépend de la diminution de volume de toutes les parties de la plante.

On doit donc entendre, par nain, un être chez lequel toutes les parties du corps ont subi une diminution générale,

(1) Geoffroy Saint-Hilaire (Isidore), *Hist. des anomalies de l'organisation*, t. I, p. 140, et *Traité de tératologie*.

et dont la taille se trouve ainsi de beaucoup inférieure à la moyenne de son espèce et de sa race.

La petitesse de la taille ne constitue donc pas un caractère suffisant : dès qu'on trouve une cause qui explique cette apparence de la stature, elle devient le caractère d'un état qu'on sépare du nanisme : c'est une monstruosité ou une anomalie.

Nous devons donc séparer du nanisme les contrefaits, les individus de petite taille par disparition atrophique totale ou partielle d'un organe végétatif de la plante, comme on y arrive artificiellement par les procédés horticoles.

L'art de faire des nains, chez les arbres et les végétaux ligneux, a de tout temps préoccupé les horticulteurs; on les mutile et on attaque les branches et les racines qui sont les principaux organes de l'accroissement végétal. Par ce procédé on obtient des nains particuliers, mais tout à fait différents des nains que l'on peut observer dans la nature (1).

« En effet, dit Changeux (2), qui ne voit que les arbres dont onus parlons sont appelés improprement du nom de nains. Quand on les abandonne à eux-mêmes, ils tendent à s'élever aussi haut que leur nature le comporte. C'est en multipliant les tiges sur le tronc, c'est en étendant leur surface, qu'on empêche leur étendue en hauteur et en largeur; en les taillant continuellement on empêche aussi leurs progrès; si on les abandonnait à eux-mêmes, ils croîtraient comme les autres arbres de leur espèce, excepté dans des climats et des terrains très opposés à leur origine et à leur tempérament. »

Cette méthode de culture est très en faveur chez les Japonais. Ils arrivent, dit M. Vallot (3), à loger dans un appartement un véritable petit bois en miniature.

Leur méthode de culture semble résider essentiellement dans la suppression du pivot, la rareté de la nourriture pro-

(1) Voir Clos (*An. Ac. des Sc., Inscrip., B.-L. de Toulouse*, 1889).

(2) Changeux (*Diction. d'Hist. naturelle de Valmont et Bomare*, t. XI, p. 87).

(3) Vallot, *Les arbres nains du Japon à l'Exposition du Trocadéro* (Journ. d'hort., t. XI, 1889).

duite par la dénudation des racines, la torsion des rameaux et le recépage fréquent.

M. Vallot a décrit, d'une façon générale, l'aspect de ces nains chinois d'après des observations faites au Trocadéro, lors de l'Exposition de 1889; ces observations portent sur les genres *Juniperus*, *Thuya*, *Cupressus*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Trachelospermum Osteomeles*, *Nandina*, *Acer*, etc.

1° Les tiges et les branches sont contournées artificiellement, dans tous les sens, soit en serpentant, soit en hélice. ce qui diminue au moins au tiers leur longueur apparente.

2° Les branches sont pincées très fréquemment et les tiges sont recépées souvent dès qu'elles deviennent un peu grosses, de sorte que le tronc forme un gros moignon d'où partent des branches très grêles.

3° Ces plantes sont dépourvues de pivot.

4° Les racines qui remplacent le pivot sortent de terre sur une grande longueur et n'y enfoncent que leurs extrémités, de sorte que le tronc est porté comme sur un certain nombre de pieds.

D'autres opérations de jardinage concourent aussi à la production d'une sorte de nanisme artificiel, la greffe et le bouturage (1).

On sait que le Pommier ordinaire, greffé sur le pommier Paradis, se transforme en arbre nain.

Pourtant ce procédé aboutit quelquefois au phénomène inverse : le Sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* L.) devient beaucoup plus grand quand il est greffé sur l'Aubépine (*Cratægus Oxyacantha* L.) (Moquin-Tandon).

Enfin, tous les horticulteurs savent qne les espèces qui sont rendues précoces artificiellement sont généralement petites et même naines; au contraire, ils allongent la vie d'une plante en l'empêchant de fructifier, procédé communément employé avec le *Reseda odorata*.

(1) Dybowski a obtenu des nains d'Asters, de Soleils, de Solidages, de Chrysanthèmes, de Phlox, à l'aide de bouturages (*Journ. Soc. nat. d'hort.*, 1888, t. X, p. LXXXI).

M. Clos définit plusieurs cas de nanisme : 1° un nanisme dû à une anomalie par stase morphogénique; 2° un nanisme dû à l'amputation de l'axe primaire; 3° par précocité de floraison; 4° par maladie, ou état tératologique; 5° par l'attaque de parasites animaux ou végétaux (*Æcidium*, *Cynips*).

Voilà donc des causes qui expliquent la faible stature de certaines plantes, mais elles n'arrivent pas à produire des nains, à proprement parler, car ceux-ci, comme nous les avons définis, sont des individus qui ont conservé, dans leur petitesse, la perfection des formes de l'adulte, ou à peu près cette perfection.

Gübler, dans ses observations sur quelques plantes naines (1), définit un *nanisme accidentel* ou proprement dit, et un *nanisme normal* ou *pygméisme*; il reconnaît aussi un *nanisme partiel* ou *local* comme on admet un *nanisme général*, quand par exemple des plantes, d'ailleurs bien développées, portent des fleurs extrêmement exiguës.

Le pygméisme est fréquent chez les végétaux appartenant à des familles les plus différentes. Dans ce cas, le terme de nain est employé comme dénomination spécifique et exprime seulement la petitesse absolue ou relative de la plante à laquelle on l'applique (2). Exemples : *Sisymbrium nanum*, *Coronilla minima*, *Carduus pumilus*, *Achillea nana*, *Ranunculus pygmæus*, *Myosurus minimus*, *Gentianella pusilla*, etc., etc. Là encore, le nanisme normal ou pygméisme ne rentre pas dans le cadre du nanisme proprement dit.

Les causes du nanisme accidentel nous échappent généralement, mais un certain nombre de faits éclairent singulièrement la question.

On pourrait ranger parmi les causes du nanisme accidentel chez les végétaux :

1° Un obstacle apporté à la nutrition et au développement de l'embryon ;

(1) Gübler, *Comptes rendus Soc. de biologie*, 1848, et *Soc. botan. de France*, 1854.

(2) Jourdan (*Dict. Sc. nat.*, t. II, p. 128).

2° Un obstacle (mutilation, mauvaises conditions de culture) survenant au cours de la germination.

3° L'influence du milieu cosmique en général. Une pareille classification des causes du nanisme, la plus rationnelle à notre avis, serait assez difficile à exposer, car les expériences manquent. Voici, sous forme de propositions, le résumé plus instructif des différentes causes attribuées par les auteurs à la production du nanisme. Ce sont d'abord les opinions déjà anciennes de Linné, Gœthe, Wolff, Gübler, Faure, etc., sur l'influence des milieux cosmiques sur les végétaux.

« La sécheresse, le défaut de nourriture, dit Linné (1), arrêtent l'accroissement des végétaux et sont des causes de nanisme. » (*Plantæ omnes in terra sterili, exsucca arida minores.*)

« L'altitude, dit le même auteur, peut faire naître le nanisme. Les plantes à station haute sont en général fort petites. » (*Plantæ omnes in Alpibus parvæ.*) Le *Chenopodium Bonus-Henricus*, par exemple, atteint 6 à 8 décimètres de hauteur en France, 4 à 5 décimètres seulement dans les Cévennes. Au mont Blanc, dans les Pyrénées, près du lac d'Oo, il atteint 1 à 2 décimètres seulement.

Gœthe (2) compare les formes hypertrophiées de la plaine et les formes rabougries des stations sèches et élevées ; il en conçoit la notion de la variabilité des formes végétales.

Dans le travail de Wolff (3), la Carline nous offre un bel exemple de cette adaptation. Au milieu des pierres, dit l'auteur, la *Carlina* est acaule ; dans une bonne terre, on ne la reconnaît plus, tant sa tige est haute. On la nomme alors *Carlina acaulis caulescens.*

Du reste, les exemples ne manquent pas, et dans le *Dictionnaire d'Histoire naturelle*, l'auteur s'exprime ainsi :

« Les plantes s'allongent plus dans les pays chauds que dans les pays froids. La flore tropicale est surtout formée

(1) Linné (*Crit. bot.*, p. 156).
(2) *Histoire de mes Études botaniques*, 1831.
(3) *Theoria generationis.*

de végétaux élevés, la flore polaire de végétaux nains. Ne voit-on pas des plantes, qui ne sont que des herbes dans nos contrées, devenir des arbres dans d'autres lieux. Le Ricin, qui n'est qu'un simple arbrisseau en France, devient arbre à Cayenne ; la Fougère, qui est herbacée en France, devient arbre à la Martinique et au Brésil.

« En Sibérie et dans tout pays froid, élevé et sec, comme sur les Alpes et les crêtes des montagnes, les plantes sont des herbes grêles, rabougries, velues ; dans les plaines basses et humides, nature toute diverse : les mêmes plantes deviennent grandes, larges; elles étendent leurs pétales et leurs feuilles. »

Gübler et Faure, étudiant les caractères des flores polaires et montagnardes, s'expriment ainsi : « Le nanisme des espèces est dû à l'action du climat. »

Telles sont les opinions déjà anciennes sur la question. Elles nous montrent combien les agents physiques du milieu extérieur agissent puissamment sur la plante, et combien ils sont nombreux.

L'ouvrage de M. Costantin, récemment paru (*les Végétaux et les milieux cosmiques*), est très instructif à cet égard, et résume l'état actuel de la science. Il consigne la plupart des expériences entreprises par un grand nombre d'auteurs, dans le but d'analyser séparément l'action propre à chacun de ces agents physiques. Ce sont les expériences de MM. Bonnier, Costantin, Dufour, Gain, Lothelier, Russell, etc.

Parlons d'abord des milieux impondérables. C'est d'abord l'influence du *froid*, comme il résulte des expériences de M. Bonnier (1). L'influence du climat froid sur le rabougrissement des végétaux est manifeste ; avec le Topinambour (*Helianthus tuberosus*) le changement est presque invraisemblable. Le *Teucrium Scorodonia*, à 1500 mètres d'altitude, ne laisse sortir

(1) Bonnier (G.). Étude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1888, p. 436).

hors du sol qu'une à quatre paires de feuilles rapprochées les unes des autres par suite de la petitesse des entre-nœuds. Dans l'échantillon de plaine, au contraire, il y a cinq à douze paires de feuilles largement séparées les unes des autres.

L'influence du froid se traduit d'ailleurs sur les graines; les recherches de Müller, Thurgan, Wittnack, Kienitz, Schübeler, Haberhandt, Kny, ont montré que les graines longtemps exposées au froid donnent des plantes fleurissant plus tôt et produisant plus rapidement leurs graines et que le rôle accélérateur du froid est bien manifeste sur le port de la plante.

M. Gain (1) s'exprime ainsi au sujet de la sécheresse :

« Sous l'influence de la sécheresse, la période de croissance de la plante est considérablement abrégée, ce qui arrête hâtivement la vitalité de la plante entière. L'humidité, au contraire, favorise d'une façon générale le développement de la plante. »

L'influence de la lumière est aussi à noter :

« Au soleil, dit M. Dufour (2), les feuilles acquièrent une surface plus grande qu'à l'ombre; les tiges sont plus grosses, plus hautes, plus ramifiées, la floraison plus hâtive, les fleurs beaucoup plus abondantes. »

On connaît les races de haricots nains et de haricots géants « de gaule », que les horticulteurs sont arrivés à produire; c'est probablement par l'action d'une lumière vive atténuée, prolongée pendant une série de générations et grâce à la sélection. Telle est l'opinion de M. Costantin.

Mais l'influence du climat alpin, démontrée par les expériences de M. G. Bonnier, est de beaucoup la cause la plus manifeste de la production du nanisme. Elle résulte de la comparaison de cultures faites d'une part à l'aiguille de la Tour, à 2 300 mètres d'altitude, et d'autre part, à Chamonix, dont l'altitude n'est que de 1050 mètres.

« D'une manière générale, dit M. Bonnier, toutes les parties

(1) *Recherches physiologiques sur l'eau dans la végétation* (Ann. sc. nat., 1895)
(2) *Journal de Bot.*, 1887, p. 179.

de la plante, sauf les fleurs, sont de taille réduite; mais les plantes sont très inégalement modifiées par le changement des conditions physiques extérieures, suivant l'espèce à laquelle elles appartiennent. »

Telle est l'action produite par les milieux impondérables, le froid, l'humidité, la sécheresse, la radiation lumineuse et le climat.

L'action qu'exercent sur la plante les milieux pondérables fait l'objet des expériences de M. Dassonville (1). Lorsque les végétaux, dit l'auteur, vivent dans un milieu riche en substances minérales, ils prennent un grand développement. Citons quelques résultats expérimentaux intéressants. Lorsque le Lupin végète dans l'eau distillée, sa racine atteint 3 centimètres de longueur et sa tige 2 centimètres et demi, alors que d'autres Lupins végétant dans une solution saline ont des racines mesurant 20 centimètres de longueur et des tiges 8 centimètres.

Mêmes résultats pour la Fève : dans l'eau distillée les tiges atteignent 20 centimètres seulement, alors qu'en solution saline elles atteignent jusqu'à un mètre. Le Blé, dans l'eau distillée, présente des racines dont la longueur ne dépasse pas 1 centimètre, et les tiges 7 à 8 centimètres, alors qu'en solution saline les racines ont jusqu'à 20 centimètres de longueur et les tiges 16 centimètres de hauteur.

On voit par ces trois exemples, pris au hasard dans le travail de M. Dassonville, que la pauvreté en sels du milieu de culture favorise le nanisme.

Depuis bien longtemps déjà Bonnet et Senebier ont obtenu des pieds de Haricots nains, en privant ces plantes d'une partie de leurs cotylédons. Ils enlèvent ces organes en entier, après apparition des premiers actes de la germination, mastiquant avec soin la blessure pour la protéger contre l'humidité. Les proportions du végétal sont d'autant plus petites que l'on a retranché une plus grande partie de

(1) Dassonville (*Revue générale de Botanique*, 1898).

ces organes. Bonnet a réalisé les mêmes expériences sur un Chêne qui a vécu pendant plusieurs années faible et petit.

Ces expériences de Bonnet et Senebier ont été reprises récemment par M. Gain dans un travail intitulé : *Développement des Lupins issus de graines dont les cotylédons ont été mutilés* (1). Il conclut ainsi : « Il en résulte des variations morphologiques importantes qui intéressent surtout le *port* de la plante, le nombre des folioles des feuilles, le nombre et la surface des feuilles; confirmation nouvelle des expériences précédentes. »

Telles sont les influences variées qui peuvent amener dans certains cas différents degrés de nanisme.

A ces causes, M. Bonnier ajoute un nouvel élément : la *concurrence vitale*. Des pieds nés de plusieurs graines d'une même espèce, d'une même capsule, semées dans un vase, un certain nombre seront comme étouffés par les plus forts et resteront nains. M. Clos a obtenu ainsi des nains de *Lythrum Hyssopifolia*, *Datura Stramonium*, *Veronica anagallis*, *Nicandra Physaloides* (2).

Les échantillons que nous allons étudier sont des nains dans toute l'acception du mot. Nos sujets de comparaison, nains et plantes normales ou même de grande taille, ont été pris sous le même climat, dans le même sol, et végétant les uns à côté des autres, soumis vraisemblablement aux mêmes conditions de radiations lumineuses, de sécheresse, d'humidité, etc...; par conséquent, leur nanisme ne tient pas aux conditions extérieures du milieu, mais vraisemblablement à une *cause interne*. Il en résulte que les plantes soumises à nos recherches nous fourniront dans leur ensemble la caractéristique du *nanisme constitutionnel*.

En outre, les végétaux annuels ont une croissance limitée; le terme de leur développement arrive habituellement avec l'apparition des fleurs et des fruits, et cette époque désigne

(1) Gain, *Association française pour l'avancement des sciences* (Congrès de Saint-Étienne, 1897).
(2) Clos, *loc. cit.*

aussi la limite de leur vie. Nous n'étudierons donc comparativement que des plantes ayant atteint leur complet développement, c'est-à-dire porteurs d'inflorescences complètement développées, quelquefois même de fruits.

Nous avons divisé ce travail en quatre chapitres.

Dans un premier chapitre, seront énoncées les différentes modifications apportées par le nanisme dans la morphologie externe de la plante qui en est atteinte accidentellement. Puis, dans un second chapitre, les principales modifications anatomiques en rapport avec le nanisme. Dans un troisième chapitre, seront exposés quelques points particuliers du développement des tissus des nains. Enfin les conclusions générales rappelleront les principaux résultats énoncés dans les différents chapitres qui constituent ce travail.

I. *Morphologie externe.*

II. *Morphologie interne.*

III. *Développement des tissus.*

IV. *Résumé général et conclusions.*

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE

Les nains ne forment pas de races distinctes; ce sont des individus isolés et dispersés dans l'Espèce. On les rencontre dans un grand nombre de familles, et les espèces les plus belles et les plus robustes de chaque famille, produisent non moins de nains que toute autre.

Le nanisme proprement dit s'observe cependant plus fréquemment chez certaines plantes que chez d'autres. Cosson et Germain (*Flore des environs de Paris*) en citent de nombreux exemples formant les sous-variétés, *nanus*, *pusillus*, *uniflorus*, etc. Leur caractère commun consiste dans la réduction de l'appareil végétatif et la simplification des inflorescences, mais la fixité que l'on pourrait leur attribuer n'existe pas.

On peut dire que, pour une espèce donnée, tous les termes de transition existent entre elle et sa sous-variété naine. De plus, toutes les espèces végétales peuvent dans certaines conditions rester naines, et nous en avons trouvé des exemples superbes, qui pourraient constituer des variétés nouvelles, au même titre que celles indiquées dans la flore précédente. Le nanisme est donc général.

Moquin-Tandon (1), dans son remarquable ouvrage de tératologie végétale, qui résumait l'état de la science en 1841, époque à laquelle il fut publié, ne dit que quelques mots sur les variétés naines et les circonstances où elles se produisent (Gübler). D'autre part, les données sur la mor-

(1) Moquin-Tandon, *Tératologie végétale*, 1841.

phologie externe sont très restreintes quand on condense tous les caractères attribués par les auteurs aux différentes sous-variétés naines ; l'étude de la morphologie externe s'impose donc, avant celle de l'anatomie.

Nous avons choisi, comme nous l'avons dit précédemment, des échantillons porteurs d'inflorescences complètement développées ou de graines, les nains cueillis à côté des géants, soumis vraisemblablement aux mêmes conditions physiques du milieu extérieur. Cette condition était de la plus haute importance ; le travail de M. Costantin, cité plus haut, prouve combien les agents extérieurs agissent puissamment sur la plante.

Crucifères.

SISYMBRE (*Sisymbrium officinale* Scop.).

La tige atteint normalement 3 à 8 décimètres de hauteur ; elle est rameuse supérieurement ou à la base, à rameaux étalés ; les feuilles sont très dentées, et les siliques très nombreuses.

Les nains n'atteignent que 10 à 15 centimètres de hauteur ; leur tige est simple, non rameuse. Les incisures des feuilles sont réduites ainsi que le nombre des lobes ; enfin les siliques sont toujours en très petit nombre.

Cistinées.

HÉLIANTHÈME (*Helianthemum guttatum* Mill.).

Cette plante atteint en moyenne 4 décimètres de hauteur ; nous avons trouvé des exemples de nains dont la taille n'était pas supérieure à 4 centimètres. La tige rameuse chez les géants, est simple chez les nains ; elle porte chez les premiers des feuilles manifestement trinerviées, uninerviées chez les autres. Les nains conservent leurs feuilles cotylédonaires dans les échantillons fleuris.

Les feuilles sont opposées inférieurement, alternes supérieurement, et celles-ci munies de stipules. Rien de semblable chez les nains; il n'y a pas de feuilles alternes, elles sont toutes opposées et les feuilles supérieures n'ont jamais été trouvées stipulées. Enfin les fleurs nombreuses, disposées dans cette espèce en grappes lâches allongées, sont réduites par le nanisme à une seule fleur longuement pédicellée.

Caryophyllées.

ŒILLET (*Dianthus prolifer* L.)

C'est une plante qui atteint ordinairement 3-4 décimètres de hauteur ; les nains n'atteignent pas 1 décimètre. Leur tige n'est pas rameuse ; arrondie à la base, comme dans les types de grande taille, elle est anguleuse aussi au sommet, mais les angles sont toujours peu marqués.

La gaine des feuilles caulinaires est peu accentuée chez le nain ; mais les différences les plus importantes siègent dans les organes floraux. Les fleurs sont sessiles dans les inflorescences, très réduites en nombre chez les nains et enveloppées dans les deux cas de deux à trois paires d'écailles appliquées; mais ces écailles entières dans le nain sont ailleurs plus ou moins irrégulièrement dentées-crénelées, ainsi que les bractées écailleuses externes.

Cosson et Germain citent à propos du *Dianthus prolifer* une sous-variété qu'ils appellent *sub-uniflorus*, dont la diagnose est ainsi établie par ces auteurs : « Tige simple ne portant qu'un glomérule de 1-3 fleurs. »

On le voit, cette variété *sub-uniflorus* rentre absolument dans le cadre du nain que nous venons d'étudier.

Le *Dianthus carthusianorum* possède aussi une variété uniflorus à-tige simple ne supportant qu'une à deux fleurs.

LYCHNIS (*Lychnis Githago* L.).

Les nains ont leur tige non rameuse, terminée par une fleur unique. Le calice coriace qui possède des côtes saillantes chez les types bien développés, en possède aussi chez les nains, mais elles y sont très effacées.

Hypéricinées.

MILLEPERTUIS (*Hypericum perforatum* L.).

Les types nains de cette plante ont été étudiés par Gübler; il a montré que cette espèce, habituellement robuste, est souvent atteinte de nanisme.

Gübler s'exprime ainsi :

« Les nains ont quelques pouces d'élévation, au lieu de un à deux pieds; leurs feuilles sont très petites, étroites, à bords roulés en dessous, de manière à paraître linéaires; leurs fleurs, en petit nombre, n'avaient que quatre pièces au calice et à la corolle. Les fleurs tétramères sont de rigueur chez les individus chétifs. »

Gübler en a observé de nombreux cas chez l'*Hypericum perforatum* et l'*Hypericum humifusum*, variété Liottardi.

Légumineuses.

MÉLILOT (*Melilotus alba* Lam.).

La tige des nains n'est pas ramifiée. Les folioles ont des dents à peine marquées, tandis qu'elles sont très nettes et très nombreuses dans les échantillons de grande taille; les grappes florales sont uniques, doubles quelquefois; et possèdent un nombre restreint de fleurs.

Œnothéracées.

ÉPILOBE (*Epilobium parviflorum* Schreb.).

La tige rameuse atteint en moyenne 0m,80 de hauteur; nous avons trouvé des nains atteignant à peine 10 centimètres de hauteur, dont la tige n'est pas rameuse.

Les feuilles, qui sont finement denticulées dans cette espèce, sont simples ou à dentelures peu marquées chez les nains; les fleurs y sont également très réduites en nombre; deux, trois, quelquefois une fleur solitaire, terminent la tige, tandis que dans les échantillons de grandes dimensions, les fleurs sont en grappes ou en panicules feuillées.

Ombellifères.

TORILIS (*Torilis Anthriscus* Gmel.).

Plante restant fréquemment naine, d'après Grenier et Godron.

Les nains ont des tiges dressées, raides, peu ou pas rameuses; les segments moyens des feuilles supérieures sont simples, tandis qu'ils sont incisés, dentés et plus nombreux dans les échantillons de grande taille.

Les ombelles, qui ont en général 5 à 12 rayons, sont réduites à 5 rayons au plus par le nanisme.

Les fruits ovales sont couverts d'aiguillons courbés ascendants, rappelant en petit ceux des grands échantillons.

Dipsacées.

CARDÈRE (*Dipsacus silvestris* Mill.).

Le *Dipsacus silvestris* possède une tige de 8 à 12 décimètres, rameuse supérieurement, très réduite et non rameuse chez les nains.

Les feuilles caulinaires inférieures possèdent de nombreuses dents pointues à sinus aigus; celles des nains, au contraire, ne sont pas dentées, ou quand les dentelures existent, elles sont peu marquées. De plus, sur les nervures des feuilles et sur la tige, les piquants sont beaucoup moins nombreux que dans les grands types.

Les bractées supérieures sont, dans cette espèce, oblongues-lancéolées; elles sont presque linéaires par le nanisme.

Les paillettes du réceptacle floral sont oblongues, obovées brusquement, et terminées en une longue pointe subulée ciliée. Les nains ne possèdent que des paillettes linéaires aiguës, un peu dilatées à la base, et leurs involucres sont composés d'un très petit nombre de folioles.

Composées.

Séneçon (*Senecio vulgaris* L.).

La tige du nain n'est pas rameuse; ses feuilles sont pennatifides, mais non dentées comme chez les géants; car les dents manquent absolument, les lobes seuls existent.

Les fleurs sont dans cette espèce en capitules formant une panicule terminale rappelant le type du corymbe. Les échantillons nains de séneçon, au contraire, ne possèdent que des capitules solitaires, terminant la tige; le caractère spécifique de l'inflorescence disparaît.

Érigéron (*Erigeron canadensis* L.).

Dans les types de grande taille, la tige atteint normalement plus de un mètre de hauteur et donne naissance latéralement aux nombreux rameaux de l'inflorescence.

Certains nains atteignent 4 à 5 centimètres seulement; leurs feuilles ne sont pas lâchement dentées comme dans les types supérieurs.

De plus, tandis que, normalement, les capitules des inflorescences forment des grappes composées, rapprochées en vaste panicule pyramidale, ici l'inflorescence se réduit à 1 à 3 capitules isolés. On peut dire que la réduction du nombre des capitules de l'inflorescence et le nombre des fleurons dans chaque capitule sont proportionnels à la petitesse de la taille (Pl. I).

MATRICAIRE (*Matricaria Chamomilla* L.).

Les nains de cette espèce peuvent n'atteindre que 6 centimètres de hauteur; leur tige est dressée, simple, non rameuse; leurs feuilles sont très découpées en segments linéaires allongés et le nombre de ces segments subit une grande réduction.

Les nains ne possèdent qu'un capitule solitaire. On connaît le nombre considérable des capitules qui constituent les magnifiques inflorescences de la Camomille, quand elle atteint ses dimensions normales.

REINE-MARGUERITE (*Callistephus chinensis*).

Voici la diagnose de cette plante horticole, quand elle atteint son développement normal[1]:

Tige rameuse de 40 à 50 centimètres.

Feuilles inférieures spatulées, les intermédiaires rhomboïdales-lancéolées, les supérieures oblongues, toutes grossièrement dentées.

Capitules très grands, solitaires terminaux et longuement pédonculés, composés : dans les simples, de une à quatre rangées de ligules entourant un disque plat et jaune ; dans les doubles ou pleins, de ligules nombreuses résultant de l'élongation ou de la transformation de fleurons.

Quand elle reste naine, elle en diffère sensiblement.

La tige est simple, non rameuse ; nous avons trouvé des tiges naines qui n'atteignaient que 5 à 6 centimètres de hau-

teur (capitules compris). Les feuilles caulinaires sont spatulées et dentées : les dents font souvent défaut, et quand elles existent dans les feuilles moyennes elles sont peu marquées (fig. 1 et 2).

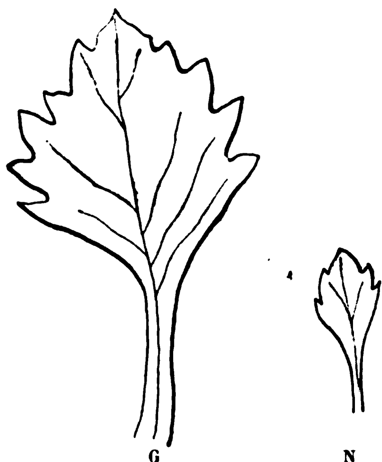


Fig. 1 et 2. — *Callistephus chinensis.* Feuilles caulinaires proprement dites. — G, grand échantillon ; N, nain.

Les capitules sont très réduits, solitaires, terminaux et brièvement pédonculés. On ne compte environ que 20 ligules et 7 fleurons, nombre très inférieur à ceux des grands échantillons ; mais proportionnellement à la hauteur de la tige, les ligules sont beaucoup plus grandes chez les nains.

Campanulacées.

Campanule (*Campanula glomerata* L.).

Les types de cette espèce sont très fréquemment nains (G. G.) (1).

Dans leur *Flore des environs de Paris*, Cosson et Germain indiquent une sous-variété *pumila*, dont la diagnose repose sur la réduction de l'inflorescence, « plante naine, glomérule terminal pauciflore ». Nous avons vérifié cette distinction sur de nombreux exemples de nains récoltés sur les talus du viaduc de Changis, près Fontainebleau.

Tandis que les échantillons normaux, et surtout ceux de grande taille, possèdent des capitules latéraux, les nains en sont dépourvus et le glomérule unique est terminal.

Une espèce voisine de la *Campanula glomerata*, la *Cam-*

(1) Reichenbach en a fait figurer 3 pieds nains de $0^m,01$ à $0^m,06$, l'un d'eux étant uniflore (*Icon. crit.*, VI, tab. 553). Des nains de *Campanula glomerata* ont aussi été observés par M. Clos (*loc. cit.*).

panula persicæfolia L., comporte également une sous-variété naine (*C. p.* sous-var. *pumila*), plante naine, possédant une tige uniflore. Ces deux sous-variétés ne sont évidemment que le fait d'un nanisme accidentel fréquent dans ces deux espèces.

Primulacées.

MOURON (*Anagallis arvensis* L.).

Les espèces naines n'atteignent souvent que 3 centimètres de hauteur; la tige est simple, dressée, non rameuse.

Les feuilles opposées, trinerviées comme chez les grands échantillons, sont au nombre de 6 à 8 seulement.

Les feuilles cotylédonaires persistent.

Le calice, dans la plupart des cas, est 5-fide; plus rarement on le trouve 4-fide, et les fleurs tétramères peuvent exister sur le même échantillon avec des fleurs pentamères.

Gübler a déjà signalé cette particularité des nains du mouron possédant des fleurs tétramères.

Gentianées.

ÉRYTHRÉE (*Erythræa ramosissima* Pers.).

Les caractères spécifiques les plus constants qui différencient l'*Erythræa ramosissima* de l'*Erythræa centaurium*, sont le port de la plante et l'axe floral.

Dans l'*Erythræa centaurium*, la ramification n'a pas lieu dès la base et souvent elle est réduite; les fleurs sont sessiles. Dans l'*Erythræ ramosissima*, plante de taille généralement plus petite que la première, la ramification y est très développée dès la base, et les fleurs sont pédicellées.

Les échantillons nains d'*Erythræa ramosissima* que nous avons pu récolter au bois Gautier, près du laboratoire de Fontainebleau, ne mesuraient que 25 millimètres de hauteur, tandis qu'à côté, des échantillons, presque géants pour

l'espèce, atteignaient la plupart 20 centimètres de hauteur.

Chez ces nains, la tige était simple; le caractère du nom spécifique disparaît donc. Leur diagnose peut être ainsi établie :

Tige simple, non rameuse, à cannelures peu visibles, tandis qu'il y a 4 à 6 côtes très saillantes chez les types supérieurs ne portant qu'une seule fleur, plus rarement deux ; fleurs, on le sait, disposées dans l'espèce en cyme dichotome lâche (Pl. II).

La longueur du tube de la corolle est manifestement inférieure à celle des tubes des échantillons géants, mais elle est plus grande proportionnellement à la taille. Il y a donc disproportion très marquée entre la hauteur de la tige et les dimensions de la fleur.

Dans certains échantillons nains, les fleurs sont trétramères, à côté de fleurs pentamères. Enfin, signalons chez eux la persistance des feuilles cotylédonaires dans les échantillons fleuris.

Solanées.

Datura (*Datura Stramonium* L.).

La tige des nains est simple sans ramifications dichotomiques. Les feuilles sont, dans l'espèce, ovales, acuminées, sinuées, anguleuses, à dents larges acuminées. Rien de semblable chez les nains; elles sont moins dentées, les lobes seuls existent, les dents secondaires font complètement défaut (fig. 3 et 4).

A ce point de vue, les feuilles des nains adultes se rapprochent, comme forme extérieure, de celles de la base de la tige, les premières apparues chez l'échantillon de grande taille.

Morelle (*Solanum nigrum* L.).

La tige de cette plante est rameuse et diffuse; elle porte au sommet des inflorescences en corymbe.

Chez les types nains, la tige est droite sans ramifications; les fleurs sont solitaires ou disposées deux par deux, mais jamais en corymbe.

De plus, la forme de leurs feuilles est simple, et non dentée comme chez les types normaux de l'espèce.

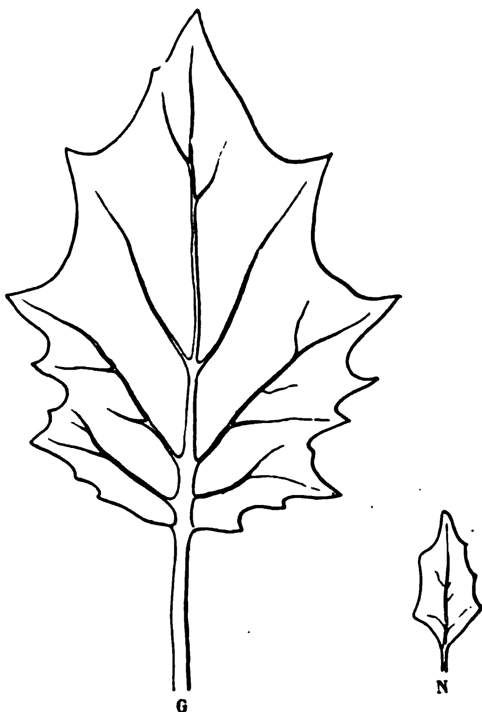


Fig. 3 et 4. — *Datura Stramonium* L. — G, grand échantillon ; N, nain.

Borraginées.

HÉLIOTROPE (*Heliotropium europæum* L.).

Plante atteignant fréquemment 3 à 4 décimètres de hauteur, à tige droite herbacée, à rameaux ouverts. Les inflorescences sont en épis latéraux recourbés.

Les nains n'ont pas plus de 2 centimètres de hauteur (1); leur tige est simple; ils conservent leurs feuilles cotylédonaires, et celles-ci sont sensiblement plus petites que chez les grands échantillons. Certains nains ne possèdent que deux feuilles opposées, d'autres quatre seulement. Leurs inflorescences se réduisent à 5 fleurs seulement; nous n'avons pas trouvé de réduction dans les verticilles floraux.

(1) M. Clos a observé deux nains de cette espèce mesurant l'un 6 centimètres, l'autre 4.

Scrofularinées.

MUFLIER (*Antirrhinum Oruntium* L.).

L'*Antirrhinum Oruntium* possède une tige de 2 à 4 décimètres de hauteur, dressée, un peu rameuse, possédant en moyenne 10 à 13 entre-nœuds. Les fleurs se rapprochent au sommet de la tige, pour former une grappe spiciforme très lâche.

Certains nains n'atteignent pas 6 centimètres de hauteur; leur tige se présente toujours simple, dressée, non rameuse, à 5 à 6 entre-nœuds. Le caractère spécifique de l'inflorescence disparaît, car il n'y a ordinairement qu'une seule fleur au sommet de la tige.

Les nains conservent généralement leurs cotylédons, tandis que les géants les perdent promptement.

La longueur de la tigelle, par rapport à la tige, est relativement plus grande chez les nains. Nous avons mesuré des tigelles de 10-15 et bien des fois 20 millimètres chez les nains, alors qu'elle n'est d'autre part que de 15 à 17 millimètres.

Labiées.

CALAMENT (*Calamintha Acinos* Gaud.).

Les échantillons de grande taille atteignent jusqu'à 3 décimètres de hauteur; leur tige est très rameuse, étalée, diffuse. Les feuilles pétiolées ou légèrement atténuées en pétiole sont entières, souvent légèrement dentées; les fleurs forment des glomérules presque sessiles de 2 à 3 fleurs dont l'ensemble constitue des épis feuillés très lâches.

Nous avons trouvé des nains poussant dans le même terrain et dans les mêmes conditions physiques, qui atteignent à peine 3 centimètres de hauteur. Leur tige n'est pas rameuse et présente une apparence ligneuse très marquée (Pl. II).

Une seule fleur, rarement deux, termine la tige; la symétrie de l'inflorescence des labiées disparaît donc. Proportionnellement aux dimensions totales de la plante, cette fleur est bien plus grande que dans le type géant.

Verbénacées.

VERVEINE (*Verbena officinalis* L.).

Chez des types nains de 8 centimètres de hauteur, la tige n'est pas rameuse; les inflorescences ont un très petit nombre de fleurs disposées en épis grêles et lâches, peu développés.

Amarantacées.

AMARANTE (*Amarantus retroflexus* L.).

Dans la flore des environs de Paris, l'*Amarantus retroflexus* possède une sous-variété *pusillus*, dont les caractères sont les suivants :

Plante n'atteignant que 4 à 5 centimètres de hauteur (normalement elle est de 8 décimètres), à panicule très compacte, à peine rameuse.

Dans le champ d'expériences du laboratoire de biologie, nous avons trouvé tous les intermédiaires entre les types atteignant 80 centimètres de hauteur, et ceux de 5 centimètres seulement.

La plupart des nains ont 1 décimètre de hauteur; leur tige possède des angles à peine marqués et porte une grosse panicule terminale, sans épis latéraux. Le nombre des épis floraux axillaires et latéraux est d'autant plus réduit que la taille est plus faible.

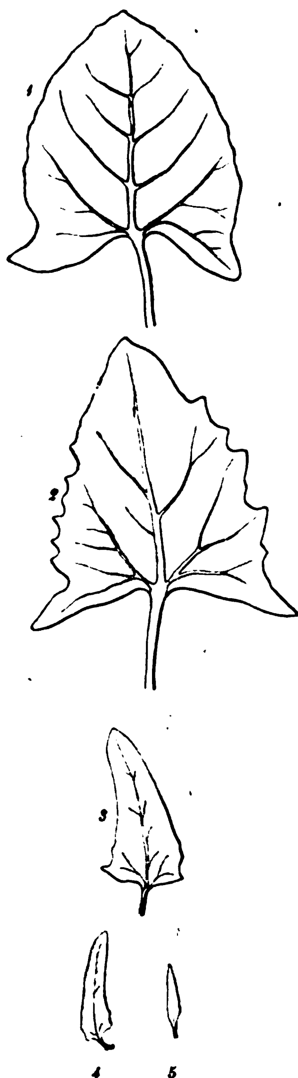


Fig. 5. — *Atriplex hortensis.* — 1, 2, 3, 4, 5, types de feuilles situées de plus en plus haut sur le grand échantillon.

Salsolacées.

ARROCHE (*Atriplex hortensis* L.).

Sur des échantillons mesurant plus de 1 mètre de hauteur, les feuilles sont opposées triangulaires - oblongues à la base, et triangulaires hastées à la partie moyenne ; en haut de la tige, on observe des bractées alternes, lancéolées-allongées (fig. 5).



Fig. 6. — *Atriplex hortensis.* — 1, 2, 3, 4, feuilles situées de plus en plus haut sur l'échantillon nain.

Des nains de 8 à 10 centimètres de hauteur ont leurs tiges simples ; leurs feuilles opposées sont toutes triangulaires - oblongues, et les bractées alternes font totalement défaut (fig. 6). Dans cet exemple, on ne saurait donc définir trois sortes de feuilles, comme chez les types géants.

Les figures 5 et 6 nous montrent de la façon la plus nette la grande ressemblance des feuilles du nain adulte avec celles de la base de la tige, les premières développées, chez le type de grande taille.

Polygonées.

RENOUÉE (*Polygonum Convolvulus* L.).

Les nains offrent cette particularité, que leur tige très réduite n'est pas volubile. L'appareil foliacé et les parties florales sont, comme chez tous les nains, très simplifiés.

Cette étude de la morphologie externe nous montre donc un certain nombre de caractères communs qui reviennent quand une espèce reste naine.

Nos recherches ont porté sur un plus grand nombre d'espèces (1). Les caractères que l'on peut attribuer au nanisme restent absolument les mêmes.

Les nains ne sont pas des géants en miniature; ils ont une conformation qui leur est propre. Tandis que les géants présentent un surcroît de vigueur, caractérisé par des feuilles plus nombreuses, des tiges plus grosses, des branches plus touffues, des racines plus abondamment ramifiées, on peut dire que les nains présentent une réduction dans tous leurs organes, mais inégale.

Leurs racines et surtout leurs tiges sont peu ramifiées, et parfois même restent simples; leurs feuilles sont proportionnellement moins nombreuses et ont une forme extérieure simplifiée.

L'inflorescence est également très simplifiée, et parfois même son caractère essentiel ne peut plus être reconnu, parce que le nombre des fleurs est considérablement réduit.

Au contraire, les dimensions de la fleur elle-même restent sensiblement les mêmes, caractère qui contribue à donner aux plantes naines un aspect tout particulier.

(1) *Papaver Rhæas, Papaver dubium, Raphanus Raphanistrum, Capsella Bursa-pastoris, Isatis tinctoria, Saponaria officinalis, Silene conica, Lupinus albus, Saxifraga granulata, Scandix Pecten-Veneris, Calendula arvensis, Borrago officinalis, Lithospermum officinale, Echium vulgare, Euphrasia officinalis, Chenopodium fœtidum, Rumex Acetosella, Polygonum Fagopyrum, Mercurialis annua, Euphorbia stricta, Loroglossum hircinum, Epipactis atrorubens.*

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE INTERNE

Les conclusions formulées dans le chapitre précédent nous ont montré les transformations souvent profondes que subissent les espèces quand elles deviennent naines, quant à leur morphologie externe.

Il est dès lors permis de se demander si à des changements extérieurs aussi importants correspondent des modifications anatomiques susceptibles d'être notées et de figurer à côté des nombreuses variations spécifiques et individuelles signalées par les auteurs à d'autres points de vue.

Disons-le de suite, cette étude est féconde en résultats; elle va nous montrer combien les physiologistes qui soumettent les végétaux à des influences variées, doivent tenir compte, dans leurs appréciations anatomiques, du port, de la taille, des dimensions générales des échantillons d'expérience, avant d'en conclure une relation de cause à effet.

De même que pour la morphologie externe, les échantillons que nous allons étudier sont des nains constitutionnels.

Papavéracées.

Pavot (*Papaver dubium* L.).

Structure de la racine. — Les racines des types normaux, ou même de grande taille, présentent les caractères anatomiques suivants :

L'écorce comporte 8 à 10 assises cellulaires dont les externes ont leurs membranes beaucoup plus épaisses.

Le cylindre central est très développé; on y trouve du liber très abondant, dont les vaisseaux sont réunis en groupes compacts, reliés entre eux par du parenchyme à éléments plus grands. Le bois secondaire forme un anneau très large, et le calibre de ses vaisseaux est très grand (Pl. III).

La structure anatomique des racines, chez les nains, en diffère sensiblement. L'écorce, dont les éléments sont aplatis tangentiellement, comporte 4 à 5 assises cellulaires; les cellules corticales externes ont leurs membranes épaisses. Le liber est très réduit; ses vaisseaux sont épars dans du parenchyme libérien et ne sont pas groupés comme dans l'exemple précédent. Le bois primaire possède des vaisseaux deux à trois fois plus petits que dans les échantillons de grande taille, et le bois secondaire est très peu abondant. Enfin le développement relatif de l'écorce et du cylindre central est différent de ce qu'on observe dans le géant : ici, l'écorce est manifestement plus développée par rapport au diamètre du cylindre central.

Structure de la tige. — Les tiges du nain et du géant sont différentes au point de vue anatomique. Chez le nain, on trouve en général une diminution du calibre de tous les éléments, un développement plus grand de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central; l'épiderme est à cellules arrondies et à membranes externes cutinisées, tandis que chez le géant ses cellules sont cubiques à parois rectilignes.

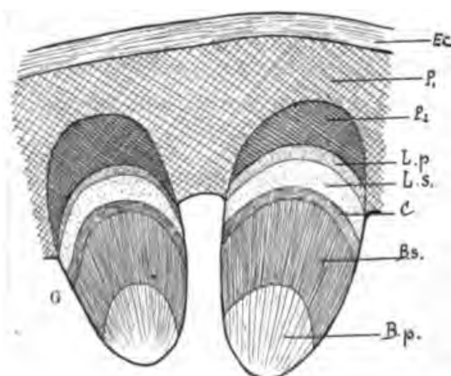
L'endoderme est plus différencié chez le géant que chez le nain, et chez ce dernier le péricycle est très réduit.

On compte vingt faisceaux libéro-ligneux chez les grands échantillons, onze seulement chez le nain, et dans chacun de ces faisceaux, le nombre des vaisseaux du bois et du liber est moindre dans le second cas. Enfin, la zone périmédullaire est ici peu développée, comparativement à ce qu'elle est chez le géant.

Structure de l'axe floral. — On arrive aux mêmes conclusions que pour la tige.

On observe très nettement la réduction du cylindre central et l'augmentation de l'écorce, la réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux, et le peu de différenciation du péricycle.

En résumé, la caractéristique du nanisme dans le *Papaver dubium* peut ainsi être formulée :



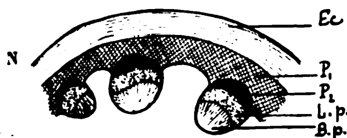


Fig. 7 et 8. — Portion de la coupe transversale d'une tige de *Papaver Rhæas* L. chez un géant (G) et un nain (N). On voit chez ce dernier le grand développement de l'écorce Ec et l'absence de formations secondaires libéro-ligneuses. — Ec, écorce; P_1 et P_2, péricycle; L.*p*, liber primaire; L.*s*, liber secondaire; B.*p*, bois primaire; B.*s*, bois secondaire; C, cambium.

Grand développement de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central.

Diminution du nombre des faisceaux et de leurs éléments.

Réduction du péricycle; pas de différenciation du tissu périmédullaire en tissu collenchymateux.

L'étude du *Papaver Rhæas* fournit les mêmes conclusions.

Nous avons trouvé des géants dont les formations secondaires B.s. et L.s. (fig. 7), sont très développées, et ces formations secondaires sont d'autant moins développées que l'échantillon est de plus petite taille (fig. 7 et 8).

La réduction du calibre des éléments, bien nette chez le *Papaver dubium*, est également ici bien marquée ; il est facile de le constater dans les dessins (Pl. III), surtout pour les vaisseaux du bois (fig. 3 et 4).

Crucifères.

RADIS (*Raphanus Raphanistrum* L.).

Structure de la tige. — Étudions comparativement la tige du nain et du géant, sur une coupe pratiquée vers le milieu du plus grand entre-nœud.

Les différences les plus grandes entre les deux types résident dans la zone ligneuse.

Le géant possède 39 à 40 faisceaux libéro-ligneux ; le nain n'en possède seulement que de 11 à 12. La zone ligneuse chez le type supérieur est en anneau ; elle comporte des vaisseaux et des fibres lignifiées bien développées, régulièrement alignées radialement, tandis que chez le nain, le cambium n'a pas fonctionné ; les faisceaux libéro-ligneux primaires et définitifs sont isolés les uns des autres, séparés par des rayons médullaires, et les fibres ligneuses font défaut. Le calibre des vaisseaux est manifestement plus grand dans le géant. De plus, le péricycle, qui est sclérifié ici, l'est peu ou pas chez le nain.

Quant à l'écorce, il y a des assises externes à chlorophylle et des assises internes parenchymateuses dans les deux cas, mais en plus du nain, on trouve chez l'autre des arcs de collenchyme sous-épidermique en regard des plus gros faisceaux libéro-ligneux.

Structure du pédicelle floral. — L'étude anatomique du pédicelle floral fournit les mêmes conclusions :

Chez le géant nous trouvons un épiderme dont les cellules sont bien différentes sur la coupe des cellules corticales ; ces cellules ont leurs membranes épaisses. L'écorce comporte 5 à 6 assises de cellules allongées radialement, formant une sorte de tissu palissadique. L'endoderme s'en distingue par ses cellules arrondies, allongées tangentiellement. La limite entre le cylindre central et l'écorce est très nette. Le péricycle forme une zone subcontinue de fibres scléro-

sées à large lumière. Il y a 6 faisceaux libéro-ligneux et 2 ou 3 autres, plus petits. On observe aussi un grand développement du parenchyme périmédullaire, qui devient collenchymateux à la face interne des gros faisceaux libéro-ligneux; les vaisseaux du bois ont une lumière d'autant plus large que l'échantillon étudié est plus robuste.

Pour un rayon égal à 100, on a :

Écorce................................	38
Cylindre central........................	62

Chez le nain, la structure offre quelques différences :

L'épiderme est moins cutinisé : ses cellules sont plus arrondies, à membranes plus minces (caractère de jeunesse). L'écorce comporte 3 assises de cellules arrondies, lâchement unies entre elles; la 4[e] assise corticale forme l'endoderme.

La limite entre le cylindre central et l'écorce est moins nette entre les faisceaux libéro-ligneux; ceux-ci en marquent seulement la limite. Le péricycle, moins différencié, se compose de quelques éléments parenchymateux : il y a 6 faisceaux libéro-ligneux.

Le bois et le liber sont réduits et la moelle est à grandes cellules polygonales.

Pour un rayon égal à 100, on a :

Écorce................................	35
Cylindre central........................	65

Structure du pétiole. — Sur la coupe, le pétiole du géant ou du type normal présente une forme triangulaire, à sommet inférieur avec deux ailettes arrondies, au niveau des angles supérieurs. Au niveau des faisceaux libéro-ligneux il y a en outre des cannelures d'ailleurs peu marquées. Sur tout le pourtour, un hypoderme double l'épiderme. Au niveau de l'angle inférieur, se trouve du collenchyme ainsi que sur le bord supérieur.

Le parenchyme cortical est à cellules lâchement unies

entre elles, et chargées de chlorophylle. On compte 4 ou 5 assises de cellules chlorophylliennes. Il y a 7 gros faisceaux libéro-ligneux et 5 ou 6 petits, complets ou incomplets, réduits à quelques vaisseaux de bois ou de liber. Le faisceau du milieu possède environ 40 vaisseaux de bois.

Le pétiole nain présente la même forme en coupe transversale, mais les cannelures correspondant aux faisceaux libéro-ligneux n'existent pas.

Il y a en moyenne 3 assises de cellules à chlorophylle et dans l'angle inférieur du pétiole se trouve du collenchyme qui fait défaut au niveau du bord supérieur.

Il y a 7 gros faisceaux libéro-ligneux, plus 1 à 2 petits faisceaux incomplets, réduits à un vaisseau du bois, ou un petit groupe de vaisseaux libériens. Le faisceau du milieu possède 20 à 26 vaisseaux et son péricycle est à fibres épaisses, mais très réduit quand on le compare à celui des types de grande taille.

En résumé, le nanisme, chez le *Raphanus Raphanistrum*, se manifeste par :

Un développement relatif plus considérable de tissu cortical;

L'absence de différenciation dans le péricycle ou son faible développement;

La réduction du collenchyme cortical, du nombre des faisceaux, et dans chacun, du nombre des éléments;

L'absence de parenchyme périmédullaire différencié;

Le fonctionnement très limité du cambium.

CAPSELLE (*Capsella Bursa-pastoris* Mœnch).

L'étude qui nous occupe a été faite comparativement sur un échantillon de 3 centimètres de hauteur avec un autre de 22 centimètres.

Structure de la racine. — La racine possède chez le nain un cylindre central très restreint. L'anneau ligneux est peu développé : en dedans, le bois primaire, plus en dehors, un

anneau secondaire très réduit. Le liber, également très restreint, forme des petits groupes comportant 2 à 3 vaisseaux libériens de faible calibre. L'écorce par contre est très développée et comporte une zone interne de cellules arrondies lâchement unies entre elles, et une zone externe où les cellules plus cohérentes s'épaississent.

Les rapports respectifs des différentes zones pour un rayon égal à 100, sont :

Écorce...........................	30
Cylindre central......................	70

dans le cylindre central :

Liber................................	7
Bois primaire.........................	30
Bois secondaire.......................	33

Chez le grand échantillon, le cylindre central est plus développé, surtout par ses formations de bois secondaire, tandis que le bois primaire est réduit; autrement dit, le fonctionnement du cambium est plus précoce.

Écorce................................	21
Cylindre central......................	79

dans le cylindre central :

Liber................................	15
Bois primaire.........................	22
Bois secondaire.......................	42

Dans cet exemple, les cellules de conjonctif qui entourent les vaisseaux du bois primaire ont leurs membranes très épaissies.

Structure de la tige. — L'étude de la structure de la tige nous fournit les mêmes conclusions.

Chez le nain nous trouvons :

Un épiderme dont les cellules ont un aspect différent des cellules corticales; une écorce comportant 3 ou 4 assises cellulaires lâchement unies entre elles, à contours arrondis; un endoderme non différencié. Il y a 5 faisceaux libéro-

ligneux, et à chacun d'eux s'adossent du côté externe quelques fibres péricycliques lignifiées à large lumière.

Le liber possède des vaissseaux de faible calibre, et le bois en zone continue est à éléments à peu près tous semblables.

Le parenchyme périmédullaire est composé de quelques cellules polygonales assez régulières, tandis que la moelle très réduite a ses cellules régulières.

Voici quel est le développement des différentes zones :

	Écorce	36
	Cylindre central	64
dont		
	Moelle	48
	Bois	16

Chez l'échantillon de grande taille on peut relever les différences suivantes :

Épiderme à cuticule très épaisse, à cellules plus grandes que celles de l'écorce ;

4 assises corticales lâchement unies entre elles, à contours arrondis ;

Endoderme à grosses cellules, nettement différencié ;

14 faisceaux libéro-ligneux.

Le péricycle est ici très développé ; ses fibres sont très développées en nombre et en dimensions.

Le liber acquiert un grand développement ainsi que le bois, surtout dans leurs formations secondaires.

La zone périmédullaire forme de grands amas collenchymateux très développés à la partie interne de chaque faisceau ; la moelle est très développée.

Voici quel est le développement relatif des différentes zones :

	Écorce	16
	Cylindre central	85
dont		
	Moelle	69
	Bois	16

Caryophyllées.

Saponaire (*Saponaria officinalis* L.).

Structure de la tige. — Dans les grands échantillons, la structure de la tige offre les caractères anatomiques suivants :

Épiderme à cellules aplaties ; hypoderme assez distinct, cellulosique, à cellules également aplaties ; zone corticale très réduite comportant deux ou trois assises cellulaires à membranes sclérosées.

Le péricycle est très développé ; il est deux fois plus épais que l'écorce et se présente sous forme d'un anneau ; ses fibres lignifiées sont très épaisses du côté de l'écorce, moins épaisses et à lumière plus large, du côté interne, enfin nous trouvons l'anneau libéro-ligneux dont le bois est composé de gros vaisseaux alignés en files radiales et de fibres étroites, surtout plus nombreuses à la périphérie.

La tige du nain en diffère par les caractères suivants :

Écorce plus développée, relativement au diamètre du cylindre central, même en valeur absolue ; l'épiderme à cellules cubiques sur la coupe possède des membranes tangentielles convexes ; on peut compter dans l'écorce cinq assises cellulaires dont les membranes sont minces.

Le péricycle est bien développé, tandis que le bois et le liber sont très réduits, enfin les fibres lignifiées à lumière étroite sont, dans le bois, peu nombreuses.

Silène (*Silene conica* L.).

En comparant la structure d'une tige naine à celle d'une tige très grande, on trouve plusieurs différences :

Ce qui frappe d'abord, c'est l'inégal développement du tissu cortical ; même en valeur absolue, l'écorce est plus développée chez l'échantillon nain ; par contre, le bois et le

péricycle y sont très réduits. L'épiderme du nain possède plus de poils que celui du géant; il y est mieux marqué, plus différencié des cellules corticales sous-jacentes. La structure du tissu cortical est la même dans les deux cas, mais l'endoderme, bien différencié chez le nain, est à peine différent des autres cellules corticales chez le géant.

Nous avons déjà mentionné la réduction dans le développement du péricycle chez le nain. Ajoutons celles du nombre des faisceaux libéro-ligneux et du calibre des vaisseaux.

Géraniées.

Erodium (*Erodium cicutarium* L'Hérit.).

Structure de la racine. — Une coupe faite dans la racine de l'*Erodium cicutarium* à une certaine distance du sommet, ou, pour mieux dire, de la zone d'accroissement terminal, montre les caractères suivants.

Dans le géant :

Le grand développement du liber; le grand développement du nombre et du calibre des vaisseaux et des fibres ligneuses ; un endoderme peu net ; un péricycle bien différencié.

Dans le nain :

Une écorce bien plus développée, formant deux zones distinctes : une externe à membranes épaisses, à cellules assez régulières; une interne à cellules irrégulières et à parois minces.

Un endoderme bien différencié. Pas de péricycle différencié. Le peu de développement du liber. La symétrie bilatérale nette du bois.

Structure de la tige. — Pour la tige, voici les différences observées dans les mêmes échantillons.

Dans le géant :

Écorce peu développée par rapport au diamètre du cylindre central. Endoderme assez net à certains niveaux.

Le péricycle fait le tour complet et limite nettement le cylindre central de l'écorce; ses éléments sont scléreux et plus petits au dos de chaque faisceau. 13 faisceaux libéro-ligneux; le bois est composé de vaisseaux et de fibres.

Dans le nain :

Un épiderme très net, à cellules cubiques différentes des cellules corticales par leur forme cubique ; 2 à 3 rangées sous-épidermiques régulières de collenchyme;

Zone corticale interne et cellules de la moelle arrondies sur la coupe transversale de la tige ;

Pas de fibres dans le bois; uniquement des vaisseaux. Cylindre central et écorce se continuant sans ligne de démarcation au niveau des rayons médullaires.

Structure du pétiole. — Le pétiole montre des modifications correspondant aux caractères distinctifs observés dans ces deux membres de la plante.

Dans le géant :

La forme est celle d'un cercle aplati, supérieurement, avec 2 angles latéraux mousses; 2 faisceaux libéro-ligneux dans le plan de symétrie; 2 autres correspondant aux angles; entre ces faisceaux libéro-ligneux principaux, 4 autres plus petits. Enfin à chaque faisceau libéro-ligneux est adossé, de son côté externe, un péricycle bien développé.

Dans le nain :

Une forme plus arrondie sur la coupe ; 3 gros faisceaux libéro-ligneux, 1 médian, 2 latéraux, 2 autres plus petits au côté interne des 2 latéraux, le bois de chacun de ces petits faisceaux étant réduit à 1 seul vaisseau. Enfin le péricycle est très réduit quand on le compare à celui des échantillons géants.

En résumé, le nanisme se manifeste dans cette espèce par :

Le grand développement de l'écorce, la netteté des épidermes ;

La différenciation très nette de l'endoderme et l'absence de péricycle différencié ;

La réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux, réduction si nette dans les pétioles ;

La diminution du calibre des vaisseaux et des dimensions de tous les éléments.

Hypericinées.

Millepertuis (*Hypericum perforatum* L.).

La structure comparée d'une *tige naine et d'une tige de grandes dimensions* nous montre les différences suivantes.

Dans la tige du géant :

Un épiderme à cellules cubiques; 3 ou 4 assises corticales à cellules aplaties tangentiellement ; un péricycle composé de fibres épaisses formant 4 ou 5 rangées, et des canaux sécréteurs très nets dans le liber.

Un anneau ligneux composé de fibres et de vaisseaux, ceux-ci plus abondants dans le bois primaire, dans environ le tiers interne de la zone ligneuse; comparativement au cylindre central, le faible développement de l'écorce.

Dans la tige du nain :

Le grand développement du tissu cortical, la réduction du bois et du liber ; un épiderme plus cutinisé et plus différencié des cellules corticales sous-jacentes ; une augmentation du nombre des assises corticales et une diminution du calibre de tous les éléments.

Légumineuses.

Lupin (*Lupinus albus* L.).

Des échantillons géants atteignaient $0^m,60$ à $0^m,70$, les échantillons nains $0^m,20$ à $0^m,25$.

Nous devons ces échantillons à l'obligeance de M. Dufour, qui a bien voulu nous les laisser distraire de ses cultures

en sols chimiquement différents. Les nains et les géants ont été pris dans le même sol.

Structure de la racine. — On peut dire d'une façon générale que la moelle des nains est de beaucoup plus développée, par rapport aux dimensions du cylindre central, que dans les types supérieurs. La zone périmédullaire est lignifiée seulement dans les échantillons de grande taille. La zone ligneuse est beaucoup moindre chez le nain, ainsi que la zone du liber. Enfin, tous les éléments cellulaires sont plus nombreux et plus grands dans les types supérieurs.

Structure de la tigelle. — La coupe est circulaire dans les grands échantillons, étoilée chez les nains, et on y trouve chez ces derniers du collenchyme cortical dans les cannelures. La réduction du bois et du liber est la règle chez les nains, et la zone périmédullaire, très sclérosée ailleurs, reste ici formée de cellules à parois minces.

Structure de la tige. — Sur une coupe transversale pratiquée chez l'échantillon de grande taille, au niveau de la partie moyenne de l'entre-nœud de longueur maximum, on peut relever les particularités suivantes :

Écorce composée de nombreuses assises cellulaires ;

Péricycle bien développé : ses fibres sont à large lumière. Ils forment 30 à 34 îlots disséminés sur tout le pourtour du cylindre central. Le liber et le bois primaires et secondaires prennent une grande importance. Leurs vaisseaux se groupent en 25 à 28 faisceaux plus ou moins distincts, au milieu du parenchyme fibreux, et la zone périmédullaire est lignifiée.

Chez le nain, la structure de la tige en diffère sensiblement :

La coupe est étoilée. Dans les angles, le parenchyme cortical est différencié en collenchyme. La zone péricyclique est restreinte ; ses éléments sont petits et peu nombreux : ils forment 15 à 20 groupes plus ou moins distincts.

Le cambium fonctionne peu, les faisceaux libéro-ligneux, presque réduits à des formations primaires, restent distincts

les uns des autres, tandis que nous avons vu, dans l'échantillon supérieur, la zone libéro-ligneuse former un anneau secondaire complet. Le bois est donc peu épais : il est composé d'un petit nombre de vaisseaux et de fibres, et tous ses éléments sont de petit calibre.

Structure du pétiole. — Comparons de part et d'autre la structure du pétiole de longueur maximum.

Chez le géant, nous relevons les particularités suivantes :

Forme triangulaire sur la coupe. 3 gros faisceaux libéro-ligneux correspondant à chaque angle et 3 autres plus petits intermédiaires aux premiers. Le cambium et les formations secondaires dans ces faisceaux sont très nets.

L'arc péricyclique est formé de fibres sclérifiées, et les vaisseaux du bois sont au nombre de plus de 4 dans chaque file.

Chez le nain, quelques différences existent :

La forme du pétiole est ovale sur la coupe. On ne trouve seulement que 3 gros faisceaux libéro-ligneux, dans lesquels il n'y a ni cambium ni formations secondaires.

Le péricycle est peu différencié et reste cellulosique. Dans chaque faisceau, le nombre et le calibre des vaisseaux sont très réduits; il y a au plus 4 vaisseaux du bois dans chaque file radiale.

Le parenchyme cortical et le parenchyme conjonctif du pétiole sont à éléments plus petits que dans l'échantillon supérieur.

En résumé, le nanisme se manifeste dans cette espèce par :

Une réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux ;

L'absence des formations secondaires, ou si le cambium a fonctionné, son fonctionnement très limité ;

La différenciation moins complète du péricycle ;

L'apparition de collenchyme dans l'écorce ;

L'absence de sclérose médullaire.

Saxifragées.

SAXIFRAGE (*Saxifraga granulata* L.).

Les caractères anatomiques de la tige du nain sont les suivants :

Épiderme net, à cuticule bien marquée, à cellules cubiques, à faces externes et convexes en dehors;

Une assise de cellules hypodermiques offre les mêmes dimensions et le même aspect, sur la coupe, que les cellules épidermiques. Le tissu cortical très lacuneux possède des cellules arrondies ou allongées ; et son assise endodermique est nettement différenciée;

Enfin l'écorce est bien développée par rapport au diamètre du cylindre central;

Le péricycle possède des fibres sclérosées;

6 à 8 faisceaux libéro-ligneux isolés dans du parenchyme cellulosique, dans lesquels on observe quelques cloisonnements tangentiels au niveau de la zone cambiale.

Ces caractères, particuliers aux types de petite taille, sont bien différents de ceux des géants. Sur une coupe pratiquée dans la tige de *Saxifraga granulata* de haute stature, on trouve en effet :

Le peu de développement du tissu cortical; les cellules épidermiques sont cubiques à parois externes planes, à cuticule bien marquée. Le péricycle a ici des fibres à parois très épaisses, dont la lumière est presque oblitérée, tandis que, chez le nain, les fibres péricycliques, quoique sclérosées, ont leurs parois relativement minces, et leur lumière large.

On compte 10 à 12 faisceaux libéro-ligneux dans le cylindre central. Le cambium y est très développé, le liber secondaire bien net.

Sur une coupe longitudinale des mêmes tiges, on trouve chez le nain des vaisseaux spiralés, annelés, et peu ou pas de réticulés (caractère de jeunesse), tandis que, chez le géant,

on trouve des vaisseaux annelés, spiralés et réticulés. Enfin les poils articulés pluricellaires qui hérissent les tiges, sont relativement plus grands dans le nain, même en valeur absolue.

Ombellifères.

SCANDIX (*Scandix Pecten-Veneris* L.).

L'étude anatomique de la racine du scandix fournit quelques résultats.

Chez les nains, l'écorce occupe à peu près le tiers sur la longueur du rayon, tandis que chez les géants elle n'est à peine que le quart de ce rayon.

De plus le liber et le bois sont très réduits par le nanisme, et cette réduction porte surtout sur le calibre des vaisseaux. Plus intéressante est l'étude de la tige :

Structure de la tige. — On peut ainsi schématiser les caractères anatomiques de la tige:

1° Tige des *échantillons géants*.

Tige hérissée de poils unicellulaires.

Écorce composée de 4 à 5 rangées de cellules à chlorophylle et d'une zone interne où les cellules sont polygonales de plus grandes dimensions.

On trouve de plus 12 canaux sécréteurs dans cette zone interne, correspondant à 12 épaississements de collenchyme cortical.

Le péricycle est à fibres subsclérifiées à large lumière.

Dans le cylindre central on compte 16 faisceaux libéro-ligneux.

2° Tige des *nains*.

La tige est hérissée de poils unicellulaires plus petits que chez les géants, mais cette réduction n'est pas proportionnelle à la réduction diamétrale de la tige.

Écorce composée de 3 rangées de petites cellules à chlorophylle et d'une zone interne à grandes cellules. Le

nombre de ces cellules corticales internes est très réduit.

On trouve 10 canaux sécréteurs, correspondant à 10 îlots de collenchyme cortical, et proportionnellement aux dimensions de la tige, le calibre de ces canaux sécréteurs est beaucoup plus grand chez le nain (fig. 9 et 10).

Le péricycle très réduit est cellulosique. On compte dans le cylindre central 10 faisceaux libéro-ligneux : dans chacun de ces faisceaux, il y a réduction du nombre et du calibre des vaisseaux, réduction également du parenchyme périmédullaire à petites cellules qui les prolonge à la face interne.

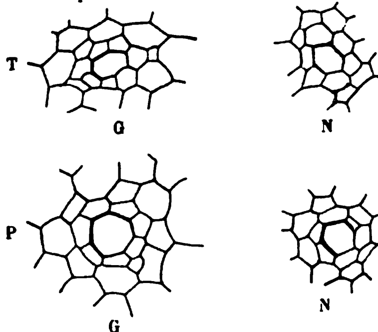


Fig. 9 et 10. — Dimensions relatives des canaux sécréteurs, dans la tige T et dans le pétiole P du *Scandix Pecten Veneris* L. — G, géant; N, nain. — La hauteur du pétiole, en coupe transversale, était, dans le géant, double de celle du nain. Gross. : 440.

Structure du pédicelle floral. — Le pédicelle floral des *grands* échantillons offre les particularités anatomiques suivantes :

Contour pentagonal sur la coupe, à côtés fortement convexes; Épiderme très cutinisé; Le tissu cortical est renforcé dans les angles du pédicelle par du collenchyme ; Écorce externe à petites cellules chlorophylliennes ; écorce interne et endoderme à grosses cellules ; 7 à 8 canaux sécréteurs se trouvent dans cette écorce interne, flanquant l'extrémité externe de chaque faisceau libéro-ligneux principal, et de quelques petits faisceaux libéro-ligneux secondaires.

On compte dans le cylindre central 10 faisceaux libéro-ligneux, mais chaque gros faisceau a tendance à se dédoubler en deux.

Le pédicelle des *nains* en diffère sensiblement.

Contour pentagonal, mais à côtés moins convexes, ce qui exagère l'aspect pentagonal. Épiderme très cutinisé. Augmentation relative des dimensions de l'écorce; même en

valeur absolue, elle est presque aussi grande que chez le géant.

5 canaux sécréteurs seulement correspondant aux 5 faisceaux primaires. Ces canaux sécréteurs, dessinés à la chambre claire sur le papier, sont de même dimension dans les deux cas.

10 faisceaux libéro-ligneux; il y a réduction très marquée du nombre de leurs vaisseaux primaires et secondaires, et de leurs dimensions.

Structure du pétiole. — Le pétiole du *Scandix Pecten-Veneris* sur une coupe pratiquée à la partie moyenne de la feuille la plus différenciée, présente les caractères anatomiques suivants : forme légèrement en croissant, dont les angles sont mousses, et le sinus supérieur assez peu marqué.

Dans le plan médian de symétrie se trouve un faisceau libéro-ligneux, et de chaque côté de lui, 2 autres symétriquement disposés, ce qui porte à 5 le nombre total de ces faisceaux. A chacun d'eux correspond un îlot de collenchyme cortical, cunéiforme sur la coupe, à base externe, et séparé du faisceau correspondant par quelques cellules de conjonctif cortical. Entre le collenchyme et le faisceau libéro-ligneux, se trouve un canal sécréteur très développé, dont les parois sont formées par 6 à 7 cellules aplaties tangentiellement à sa lumière. Il y a donc 5 canaux sécréteurs correspondant à 5 faisceaux libéro-ligneux, et 5 arcs de collenchyme. Cependant les 2 faisceaux les plus rapprochés des angles latéraux possèdent, au niveau de ces angles adossés à la face supérieure, 2 autres formations de collenchyme, ce qui en fait donc en tout 7.

Le nain présente dans son ensemble ces particularités anatomiques, mais quand on le compare au géant on lui trouve :

Un épiderme, plus net, à membrane externe mieux cutinisée; une écorce plus développée relativement aux dimensions du pétiole; des canaux sécréteurs de dimensions égales ou même supérieures en valeur absolue. Dans chaque fais

ceau une diminution du nombre des cellules et surtout des vaisseaux du bois et du liber.

Tels sont dans leurs traits essentiels les caractères anatomiques en rapport avec le nanisme.

On peut les résumer ainsi :

Le nanisme chez le *Scandix Pecten-Veneris* se traduit par :

Une diminution du nombre des faisceaux libéro-ligneux, bien nette surtout dans la tige ;

Une diminution correspondante du nombre des canaux sécréteurs, diminution bien manifeste dans le pédoncule floral, quoique le nombre des faisceaux libéro-ligneux soit le même dans les deux cas. Mais ces canaux sécréteurs sont plus grands comme diminution transversale chez les nains, même en valeur absolue.

Une augmentation de l'épaisseur du tissu cortical. Enfin, ce qui est frappant, le nombre et le calibre des éléments sont réduits, mais la réduction de ce calibre est irrégulière. C'est surtout celle des vaisseaux, tandis qu'elle est peu marquée dans les tissus épidermiques.

Ombellifères.

Torilis (*Torilis Anthriscus* Gmel.).

Les échantillons de *Torilis anthriscus* récoltés dans le champ d'expériences du laboratoire de Biologie végétale font l'objet de nos observations; les nains avaient $0^m,20$ à $0^m,25$ et les types géants $1^m,10$ à $1^m,15$.

Structure de la racine. — La racine des types nains possède un nombre moindre de vaisseaux. Le tissu non lignifié qui environne les vaisseaux du bois primaire est très réduit ainsi que le nombre des fibres lignifiées dans la zone ligneuse secondaire.

Quant à l'écorce, tandis que, dans le type géant, le nombre des cellules corticales et leur calibre sont plus grands, et les canaux sécréteurs au nombre de 10 à 12 sur tout le

pourtour, dans le type nain, il y a une réduction manifeste du calibre des éléments et des canaux sécréteurs.

Au niveau du collet de la racine, on peut observer les mêmes différences, peut-être encore plus marquées. La zone périmédullaire si développée dans les grands échantillons fait à peu près défaut dans les échantillons nains.

Le cylindre central et l'écorce sont dans les rapports suivants, pour un rayon égal à 100 :

Type géant :

Écorce	24
Cylindre central	76
Moelle	37

Type nain :

Écorce	30
Cylindre central	70
Moelle	30

Structure de la tige. — Ce qui frappe, en comparant les deux tiges, c'est le nombre inégal des faisceaux libéro-ligneux.

La tige des échantillons géants possède 19 grands faisceaux libéro-ligneux correspondant à 19 îlots de sclérenchyme cortical dans les cannelures, tandis que la tige des nains possède 8 faisceaux correspondant à 8 îlots de sclérenchyme cortical. En outre, le calibre des éléments, surtout des vaisseaux, est plus grand dans le type géant ainsi que le nombre des vaisseaux par faisceau.

Le type géant possède 12 à 15 vaisseaux par faisceau, le type nain possède seulement 5 à 8 vaisseaux.

Enfin, le sclérenchyme cortical est très réduit dans le nain.

Structure du pédicelle floral. — Ici, la différence observée dans le calibre des éléments est moins nette, mais la lignification et l'épaississement des membranes cellulaires dans la zone périmédullaire sont à peine marqués dans l'échantillon nain, contrairement au géant. Tous les éléments anatomiques ainsi que les faisceaux sont en plus grand nombre chez les géants.

Structure du pétiole. — La structure du pétiole des grands échantillons peut ainsi se résumer :

Contours étoilés, cannelures formant des saillies très marquées surtout à la face inférieure. Une cannelure dans le plan médian de symétrie fait saillie à la face supérieure dans le sinus ouvert en haut du pétiole.

Le sclérenchyme cortical est très développé surtout au niveau des cannelures, et le parenchyme cortical est à cellules manifestement plus petites que celles du conjonctif central.

La structure du pétiole des échantillons nains en diffère sensiblement ; les contours sont moins étoilés, les angles peu marqués à la face inférieure.

Dans le plan médian de symétrie, on ne trouve pas de cannelure supérieure. Le sclérenchyme cortical y est moins développé et le tissu cortical ne se distingue pas du conjonctif central par l'aspect de ses cellules.

En résumé, l'étude anatomique du *Torilis Anthriscus* nous permet de conclure aux modifications en rapport avec le nanisme.

Diminution du calibre des éléments;

Diminution du nombre des vaisseaux libéro-ligneux, des fibres lignifiées du bois, des vaisseaux et du parenchyme vasculaire non lignifié.

Dans l'écorce, une diminution du nombre des assises cellulaires, de celui des angles sclérenchymateux. Mais l'écorce est, relativement au diamètre du cylindre central, beaucoup plus développée que dans le types correspondants de grande taille.

Composées.

Phénope (*Phænopus muralis* Coss. et Germ.).

Deux échantillons de tailles très différentes font l'objet de cette étude anatomique, l'un de $1^m,30$ de hauteur, géant

pour l'espèce, l'autre de 0^m,30 seulement, cueillis tous deux dans un endroit sec et pierreux, exposé au soleil.

Structure de la tige. — Dans l'échantillon géant, nous relevons les particularités suivantes :

Épiderme à cellules régulières, cubiques, à membranes épaisses ;

6 à 7 assises corticales ; zone corticale externe à cellules collenchymateuses à 3 assises, dont un hypoderme à cellules plus régulières ; écorce interne à cellules arrondies, laissant entre elles de nombreux méats ; endoderme bien marqué par ses cellules de plus grandes dimensions que celles de l'écorce interne ;

60 faisceaux libéro-ligneux. Dans chacun d'eux, on peut noter l'importance que prennent les formations secondaires. Les vaisseaux du bois primaire sont en files radiales régulières, isolés dans du parenchyme à membranes cellulosiques, et la zone périmédullaire est complètement lignifiée.

En étudiant comparativement la structure anatomique de l'échantillon nain, on peut noter les différences suivantes :

Développement plus grand de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central ; la zone corticale externe collenchymateuse fait à peu près défaut, mais l'hypoderme existe bien différencié ;

4 assises corticales avec endoderme différencié ;

26 faisceaux libéro-ligneux ; dans chacun d'eux les formations secondaires sont peu développées.

La zone périmédullaire est également très réduite, et la lignification de ses cellules moindre.

Enfin, ce qui frappe quant aux dimensions des éléments, c'est la réduction de celles des vaisseaux du bois.

Structure du pétiole. — Le pétiole en coupe transversale affecte une forme semi-lunaire, à face supérieure plane ou à peine convexe, terminée latéralement par deux ailerons, prolongements inférieurs du limbe.

La forme du pétiole est la même dans les deux cas, mais tandis que dans le géant on compte 9 faisceaux libéro-

ligneux, on n'en trouve que 5 chez le nain (fig. 11 et 12). Au dos du faisceau médian, il y a 8 files de cellules environ, qui

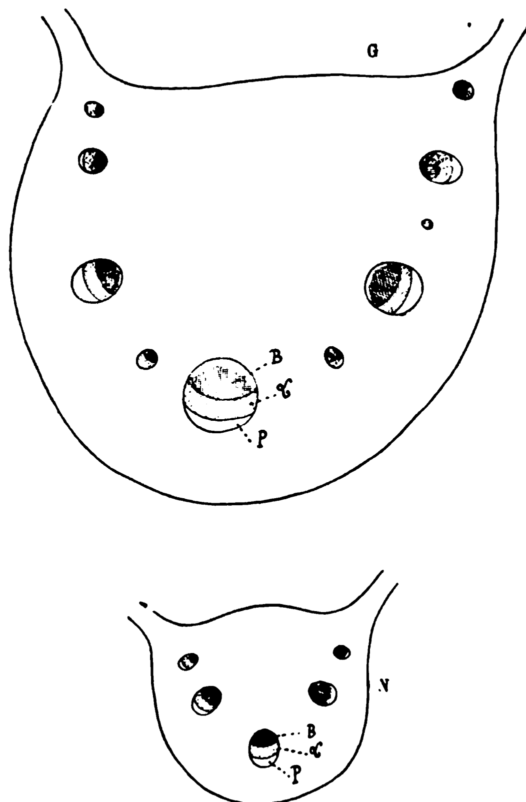


Fig. 11 et 12. — Coupe schématique du pétiole du *Phænopus muralis*. — G, dans un géant; N, dans un nain. — B, bois; L, liber; P, péricycle.

le séparent de l'épiderme, tandis qu'il n'y en a que 6 chez le nain.

La réduction du nombre des éléments porte aussi sur les vaisseaux : dans le faisceau libéro-ligneux médian, on trouve 36 gros vaisseaux du bois, 11 seulement dans l'autre cas; de plus, leur calibre dans ce dernier est très petit. Les différences que l'on observe dans les pétioles sont donc de même ordre que celles des tiges.

MATRICAIRE (*Matricaria Chamomilla* L.).

Cette espèce, que nous étudierons plus en détail dans le chapitre suivant, présente, au point de vue du nanisme, quelques particularités. Nous observons en effet chez le nain les caractères suivants :

Netteté de l'épiderme, sa cutinisation bien marquée;

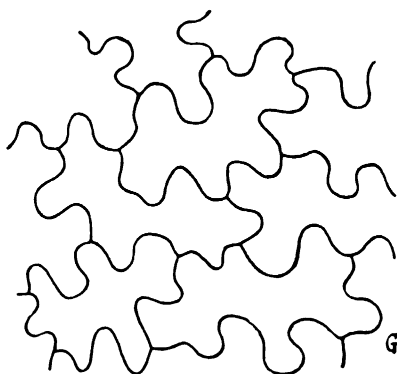
Différenciation de l'endoderme ;

Pas de collenchyme cortical, comme on en trouve chez les géants;

Réduction très marquée du nombre des fibres péricycliques, du nombre des faisceaux libéro-ligneux, des vaisseaux et du calibre de toutes les cellules;

Enfin, loi générale, grandes dimensions de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central.

Les échantillons normaux ou de grande taille de cette espèce présentent des caractères de structure absolument opposés à ceux-ci.



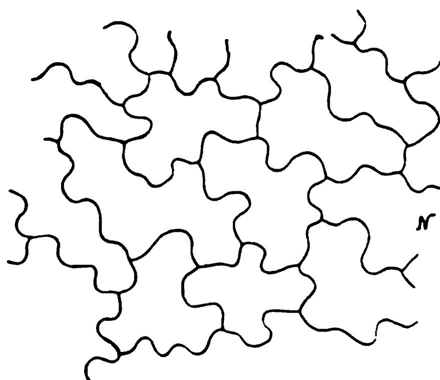
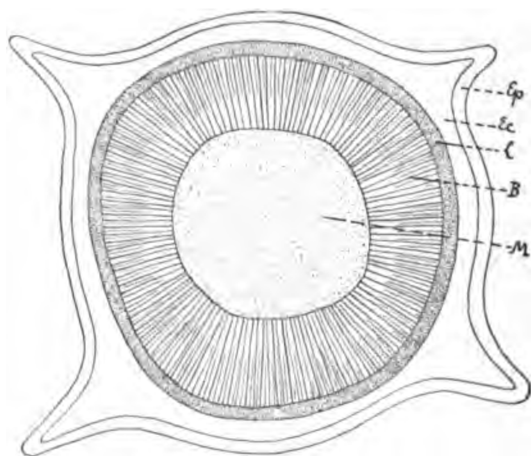


Fig. 13 et 14. — Épiderme supérieur de la feuille du *Phænopus muralis*. — Les cellules du nain, N, ont sensiblement les mêmes dimensions que celles du géant, G; cependant les longueurs respectives des feuilles étaient, pour le nain, 8 centimètres, pour le géant, 18 centimètres. Gross. : 275.

Gentianées.

Érythrée (*Erythræa ramosissima* Pers.).

Structure de la tige. — La tige des grands échantillons, en coupe transversale, affecte une forme générale circulaire,



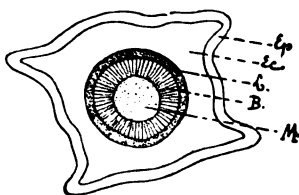


Fig. 15 et 16. — Coupes transversales schématiques de la tige de l'*Erythræa ramosissima*, destinées à montrer chez le nain le grand développement de l'écorce, la réduction du cylindre central et les grandes dimensions des cellules épidermiques.
E*p*, épiderme ; E*c*, écorce ; L, liber ; B, bois ; M, mœlle.

modifiée vers la forme quadrangulaire par quatre cannelures très marquées (fig. 15 et 16) :

Le cylindre central est très développé par rapport à l'écorce. On y trouve, outre l'anneau libéro-ligneux, des îlots de liber interne irrégulièrement distribués dans la zone périmédullaire.

Les formations secondaires y sont très développées.

Dans l'écorce, on trouve trois assises cellulaires, et un épiderme à grosses cellules à cuticule bien marquée.

La tige des nains présente la même structure générale, mais l'écorce y est beaucoup plus développée, par rapport au diamètre du cylindre central. On y trouve deux assises cellulaires. Tous les éléments sont réduits en nombre et en dimensions, sauf dans l'écorce, et surtout l'épiderme, où la réduction des dimensions des éléments est peu marquée (fig. 15 et 16).

On trouve également dans le cylindre central des formations secondaires, mais elles sont peu développées.

Structure de la feuille. — La feuille présente une structure assez uniforme. Le parenchyme palissadique, à proprement parler, n'existe pas. Les cellules qui avoisinent la face supérieure du limbe sont seulement plus régulièrement alignées et un peu plus hautes que larges.

La structure est la même dans les deux cas, mais dans les grands échantillons, on compte 6 rangées cellulaires, 5 seulement chez les nains.

Les éléments anatomiques y ont leurs dimensions réduites, sauf les cellules épidermiques, qui sont sensiblement les mêmes dans les deux cas.

Polémoniacées.

PHLOX (*Phlox Drummondi* Hook).

Le nanisme accidentel est fréquent chez cette espèce. Normalement touffue, plante d'ornement très fertile, et prenant des dimensions quelquefois très grandes, elle reste

parfois naine et chétive, réduite, comme nous l'avons vue, à une tige simple portant une fleur solitaire à son sommet.

Structure de la tige. — La tige des échantillons *bien développés* présente les particularités anatomiques suivantes :

Épiderme à cellules arrondies sur la coupe transversale;

Zone corticale externe à cellules arrondies chargées de chlorophylle; zone corticale interne à grandes cellules polygonales, interceptant des méats au niveau de leurs angles; endoderme bien net, à cellules régulières, à membranes radiales rectilignes ;

Péricycle fibreux en îlots isolés ; les fibres scléreuses sont rarement isolées, elles se réunissent par groupes de 2 à 4. zone libéro-ligneuse continue : le bois secondaire dense est presque uniquement composé de fibres; les vaisseaux du bois primaire sont isolés, ou alignés radialement, en files régulières; les plus anciens de ces vaisseaux sont oblitérés et peu lignifiés; Zone perimédullaire à petites cellules polygonales; zone médullaire à grandes cellules polygonales interceptant de nombreux méats.

La tige des échantillons *nains* nous permet de noter les particularités suivantes :

Grand développement du tissu cortical; épiderme à grandes cellules dont les dimensions sont sensiblement les mêmes que dans les grands échantillons;

Le nombre des assises corticales est moindre, mais les deux zones sont aussi nettes que dans l'échantillon géant;

Endoderme très net; péricycle très réduit. C'est là un caractère anatomique important : on trouve une fibre scléreuse péricyclique isolée çà et là sur le pourtour du cylindre central. Réduction du bois et zone périmédullaire semblable à la moelle proprement dite.

Structure de la racine. — L'étude de la racine nous fournit sensiblement les mêmes conclusions ; chez le *géant*, voici quels sont ses caractères anatomiques :

Assises corticales différenciées en une zone externe à cellules assez lâchement juxtaposées entre elles, et une zone

interne, où les cellules sont plus larges et plus régulièrement polygonales.

Endoderme et péricycle très nets. Importance des formations secondaires dans le bois; les vaisseaux primaires sont isolés au centre dans du parenchyme à petites cellules dont les membranes ne sont pas sclérosées.

Chez le nain, nous remarquons :

L'importance du développement du tissu cortical et la réduction du cylindre central; la netteté de l'endoderme et la réduction du péricycle, du liber et du bois secondaires, enfin le calibre de tous les éléments restreint.

Structure du pédicelle floral. — La comparaison des deux structures du nain et du géant nous fournit les mêmes conclusions que pour la tige :

L'épiderme, dans les deux cas, offre les mêmes dimensions dans ses cellules et les nombreux poils pluricellulaires articulés qui hérissent sa surface;

L'écorce est plus développée chez le nain, et dans les deux cas on trouve dans le cylindre central 5 faisceaux libéroligneux.

Structure du limbe. — Le parenchyme présente 2 assises palissadiques dont les palissades sont lâchement unies entre elles, et un tissu très lacuneux, dont la hauteur par rapport à l'épaisseur du limbe peut ainsi être représentée :

Type géant : sur une hauteur de 100 divisions, il y a 57 divisions pour représenter le tissu lacuneux.

Type nain : sur une hauteur de 100 divisions, il y en a 48 seulement pour le tissu lacuneux.

Résumé. — De l'étude anatomique du Phlox, on peut conclure, pour ce qui revient au nanisme :

Augmentation de l'épaisseur du tissu cortical; réduction du cylindre central.

Dans le cylindre central, réduction du péricycle, pas de différenciation du tissu périmédullaire.

Réduction du calibre de tous les éléments, mais inégale; tandis que les cellules et les formations épidermiques ont

sensiblement les mêmes dimensions dans les différents cas, c'est surtout la réduction du calibre des vaisseaux du bois qui est la plus marquée chez le nain.

Solanées.

Datura (*Datura Stramonium* L.).

Structure de la tige.— La tige d'un *Datura* de dimensions normales ou de grande taille présente à considérer :

Un épiderme doublé d'un hypoderme très différencié ;

Une zone corticale externe formée de collenchyme; une zone corticale interne où les cellules ont leurs membranes minces et la lumière large. La limitation avec le collenchyme est nette : il n'y a pas de zone intermédiaire;

Le péricycle est fibreux : ses fibres sont isolées sur tout le pourtour du cylindre central.

Dans les grands types, les formations secondaires prennent une grande importance; le liber et le bois secondaires diffèrent sensiblement du liber et du bois primaires; les vaisseaux du bois primaire sont isolés dans du parenchyme à petites cellules à membranes minces; à la face interne du parenchyme, se trouve le liber interne composé de vaisseaux libériens, réunis par petits groupes assez compacts. Par contre, tout le bois secondaire forme un anneau complet de vaisseaux et de fibres régulièrement alignés, et dont les files radiales sont séparées par des files médullaires non lignifiées.

La structure d'une tige naine en diffère sur plusieurs points :

L'hypoderme est peu différencié; le collenchyme et la zone corticale interne sont relativement plus développés, mais la transition entre les deux zones est insensible; l'endoderme par contre y est très net; le péricycle reste cellulosique et les formations secondaires existent encore, mais elles sont beaucoup moins développées ;

La sclérification interfasciculaire est tardive, et chez des échantillons porteurs de fleurs elle fait souvent défaut : les faisceaux libéro-ligneux sont encore distincts, quoique le cambium soit nettement formé sur tout le pourtour.

Ici, comme chez tous les nains, le nombre et le calibre des éléments sont réduits ; la réduction porte surtout sur les vaisseaux du bois et du liber.

Structure du pédicelle floral. — Le pédicelle floral présente des différences analogues :

L'écorce est plus développée ;

Le péricycle est formé de fibres lignifiées dans les grands échantillons seulement ;

Le nombre des faisceaux libéro-ligneux est le même dans les deux cas; mais, chez les géants, le bois secondaire fait tout le tour, tandis que la structure primaire, à faisceaux séparés, reste définitive chez le nain ;

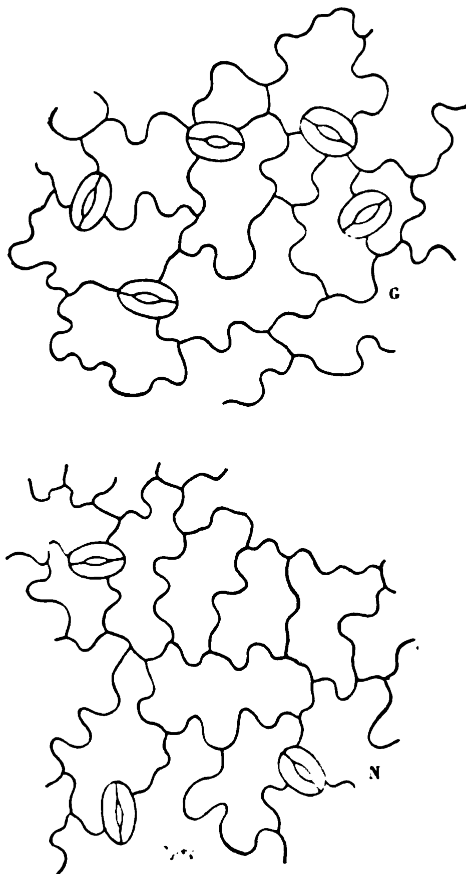


Fig. 17 et 18. — Épiderme supérieur de la feuille du *Datura Stramonium*. — G, géant ; N, nain. Les dimensions des cellules sont les mêmes dans les deux cas ; la longueur de la feuille est de 135 millimètres pour G, et de 40 millimètres seulement pour N. Gross. : 275.

Enfin, d'une manière générale, le gigantisme est caractérisé par : les dimensions plus grandes des vaisseaux

et la lignification beaucoup plus marquée des cellules.

La *structure comparée de la racine* nous donne les mêmes résultats aussi que celle des pétioles : dans ce dernier cas, le nombre des faisceaux libéro-ligneux est le même, mais dans les grands types le parenchyme qui contient les vaisseaux du bois primaire y est très développé.

MORELLE (*Solanum nigrum* L.).

La structure de la tige du nain peut ainsi être définie :

Épiderme et hypoderme à membranes minces ; cet épiderme, hérissé de longs poils unicellulaires, présente tous les caractères d'un épiderme jeune, par ses cellules à membranes convexes, presque arrondies sur la coupe.

On trouve 2 ou 3 assises de cellules corticales différenciées en collenchyme, puis 2 ou 3 assises plus internes où les cellules sont arrondies, à membranes minces. Il n'y a pas d'endoderme ni de péricycle différenciés (Pl. III, fig. 1 et 2), tandis que les formations secondaires dans le cylindre central sont très nettes.

Enfin le liber interne est peu développé.

La structure de la tige des grands échantillons présente :

Un épiderme dont les cellules sont aplaties et plus régulières; un hypoderme également net et du collenchyme cortical.

Mais ici, le péricycle est beaucoup plus développé et composé de fibres sclérifiées ; de plus les formations secondaires sont très marquées.

NICANDRE (*Nicandra Physaloides*).

Structure de la tige. — Chez le nain, la tige en coupe transversale est pentagonale.

L'épiderme est bien marqué et se distingue nettement des assises sous-jacentes ; au-dessous se trouve un hypoderme

collenchymateux avec grand développement de ce collenchyme dans les cannelures.

Les cellules corticales sont larges, à parois minces, polygonales, interceptant des méats triangulaires au niveau de leurs angles, et forment au moins quatre rangées cellulaires.

L'endoderme est nettement différencié, surtout en regard des angles où il est formé de cellules ovoïdes, allongées tangentiellement.

Le péricycle est réduit à quelques fibres sclérosées isolées. A chaque fibre péricyclique correspond un petit faisceau de vaisseaux libériens isolé des faisceaux libériens voisins, par une ou deux grandes cellules de parenchyme.

Le cambium a formé du bois secondaire sur tout le pourtour de la tige, mais celui-ci est peu abondant; le bois secondaire, surtout fibreux, laisse plus en dedans les vaisseaux du bois primaire qui restent isolés dans un parenchyme non lignifié.

Le liber interne et le sclérenchyme périmédullaire sont très réduits, et la zone périmédullaire offre une sclérose peu accentuée de ses cellules (fig. 19 et 20).

Quand on compare à cette structure celle d'une tige de grandes dimensions, on peut relever les différences suivantes :

D'abord, la tige présente un contour absolument étoilé sur la coupe, car les cannelures sont très saillantes;

Le tissu cortical est plus réduit que dans le nain, par rapport aux dimensions du cylindre central; l'épiderme est formé de cellules cubiques, et son aspect général le distingue moins des assises sous-jacentes que dans l'exemple précédent;

L'hypoderme est collenchymateux, mais moins net; le collenchyme des angles, par contre, est très développé; même nombre d'assises corticales, quelquefois moins, mais jamais plus que dans le nain; l'endoderme semble moins net, même au niveau des cannelures;

Les fibres péricycliques sont en grand nombre, quelques-

unes isolées, la plupart groupées par 2 ou 3 au plus. Le cambium est plus développé que dans le premier exemple;

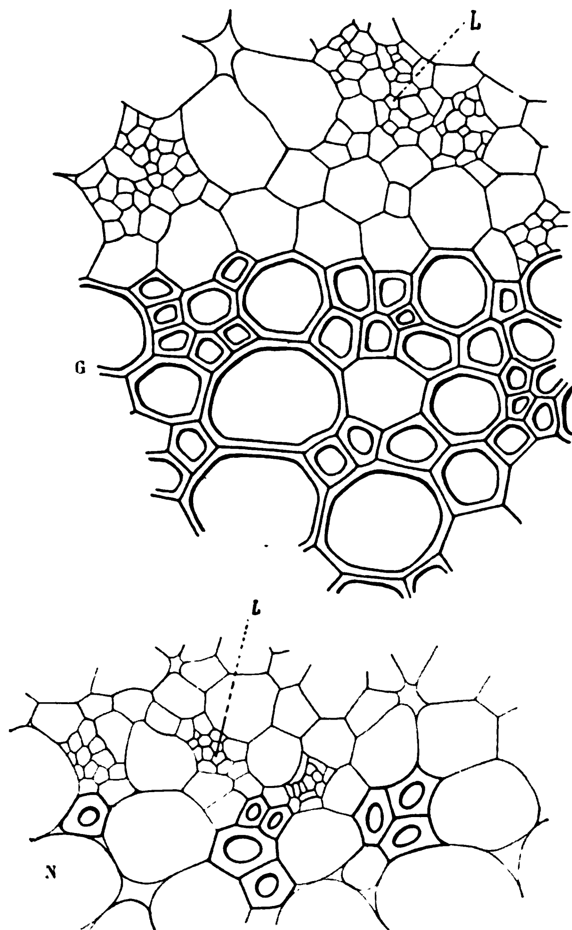


Fig. 19 et 20. — Portion d'une coupe transversale de tige de *Nicandra Physaloides*. La sclérification périmédullaire est très réduite chez le nain (N). — L, liber interne. Gross. : 275.

le bois secondaire prend un développement considérable, ainsi que le métaxylème de chacun des cinq faisceaux correspondant aux angles. Chacun de ces cinq faisceaux a des tendances à se dédoubler à sa partie interne; enfin, la zone

périmédullaire a ses cellules sensiblement plus sclérosées que dans l'échantillon nain.

Structure du pétiole. — La structure du pétiole nous présente également plusieurs différences à noter :

Le pétiole du nain, en coupe transversale, a une forme triangulaire à sommet supérieur, à base inférieure, à angles arrondis ; de chaque côté, au niveau des bords latéraux, deux ailettes, prolongement inférieur du limbe ;

Un gros faisceau libéro-ligneux dans le plan de symétrie ; ce faisceau est bicollatéral, il possède du liber supérieur et inférieur ;

Sur tout le pourtour, il y a du collenchyme cortical, à petites cellules polygonales ; enfin, l'épiderme est hérissé de longs poils, surtout vers l'angle supérieur.

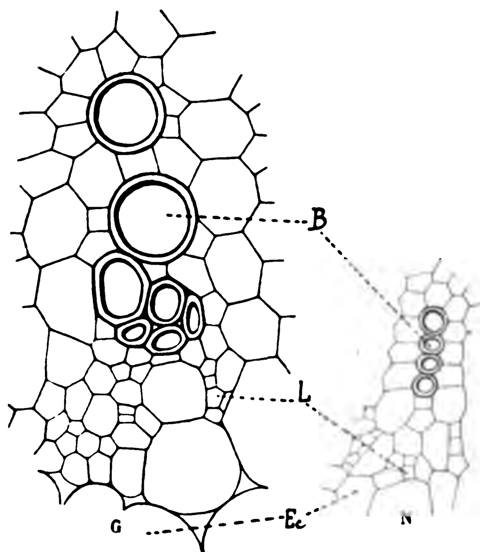


Fig. 21 et 22. — Une portion du faisceau pétiolaire du *Nicandra Physaloides*, montrant la réduction très marquée du calibre des vaisseaux chez le nain (N). Grossissement, 275. — B, bois; L, liber; Ec, écorce. Gross. : 275.

Le géant présente le même schéma général, mais relativement aux dimensions du pétiole, les poils y sont moins longs ; dans chaque faisceau, le nombre des vaisseaux y est supérieur, et le cambium plus développé a fonctionné plus longtemps (fig. 21 et 22). Enfin, le collenchyme cortical est beaucoup plus marqué.

Labiées.

Calament (*Calamintha Acinos* Clairville).

Les caractères anatomiques de la tige sont les suivants :

Tige carrée, hérissée de longs poils pluricellulaires; collenchyme cortical dans les angles;

Quatre faisceaux primaires réunis par un anneau de fibres lignifiées secondaires; le bois secondaire est composé de vaisseaux et de fibres : les vaisseaux se groupent en formant quatre petits faisceaux secondaires entre les premiers, correspondant par conséquent au milieu de chacune des faces de la tige.

Endoderme généralement bien marqué :

La structure d'une tige naine semble au premier abord toute différente;

La tige est presque arrondie, ou subquadrangulaire dans les entre-nœuds inférieurs; l'écorce même, en valeur absolue, est plus développée;

Le collenchyme cortical si marqué dans les angles, comme nous l'avons vu, n'existe pas, ou bien est remplacé par quelques cellules à membranes un peu plus épaisses que celles des cellules corticales voisines, et de dimensions un peu moindres;

L'hypoderme est très net; on trouve quatre faisceaux primaires, réunis par un anneau fibreux secondaire dont le développement est très restreint;

Dans la tige, on peut constater, ainsi que dans les autres membres de la plante, que les éléments anatomiques sont de petites dimensions chez le nain.

En étudiant la feuille, on peut constater, au contraire, que les cellules épidermiques ont sensiblement les mêmes dimensions, ainsi que les poils unicellulaires que possèdent les épidermes supérieur et inférieur. Souvent même, en valeur absolue, ces poils peuvent être plus grands dans le nain; en

tout cas, ils le sont relativement aux dimensions de la plante. Les tissus palissadiques ont deux rangées de cellules; dans les deux cas le développement relatif est le même.

Amarantacées.

AMARANTE (*Amarantus retroflexus* L.).

Nous avons vu, au chapitre de la morphologie externe, que cette espèce était fréquemment naine; les caractères en rapport avec le nanisme sont peu nombreux; l'étude anatomique, par contre, fournit plusieurs résultats importants. Chez le nain, la tige en coupe transversale nous montre :

Un épiderme à cellules allongées radialement, à cuticule peu marquée, à paroi externe, convexe en dehors. Cet épiderme est hérissé de poils pluricellulaires implantés sur une rosette de cellules épidermiques.

Une écorce composée de six à sept assises dont la zone externe à cellules plus petites que la zone interne est différenciée en collenchyme; cette écorce est très développée par rapport aux dimensions du cylindre central, et le collenchyme est d'autant moins développé que l'échantillon est plus petit.

Un cylindre central, composé de faisceaux libéro-ligneux isolés dans du parenchyme conjonctif; sa limite du côté de l'écorce est nettement marquée par une zone continue de bois secondaire faisant tout le tour. Le péricycle est cellulosique à petites cellules; il n'est bien marqué que dans les vaisseaux isolés du cylindre central.

Chez les échantillons de grande taille, la structure de la tige subit quelques modifications :

L'écorce est moins nette; la zone périphérique de collenchyme cortical est plus développée, et ses épaississements sont mieux marqués;

Le péricycle est bien différencié à la périphérie du cylindre central et les formations secondaires sont très développées

sur tout son pourtour et dans chaque faisceau libéro-ligneux; enfin, la sclérose du tissu conjonctif et du parenchyme à petites cellules qui entoure les vaisseaux du bois primaire est très nette.

Dans cet exemple, la caractéristique est l'importance que prennent les formations secondaires du bois et du liber, et la sclérose plus marquée du tissu conjonctif, contrairement à ce que l'on observe chez le nain.

Enfin, comme dans tous les exemples étudiés précédemment, le nombre des faisceaux libéro-ligneux subit une réduction très marquée dans la tige naine.

Polygonées.

Rumex (*Rumex Acetosella* L.).

Structure de la tige. — La coupe d'une tige naine est étoilée.

L'écorce est très développée : ses cellules sont régulières et arrondies. Dans les angles, on trouve des épaississements qui constituent du tissu collenchymateux (Coll., fig. 23 et 24).

L'endoderme se présente assez nettement différencié des cellules corticales internes;

Le liber est à fibres cellulosiques, et la zone de bois est en anneau.

En étudiant, comparativement à cette tige, celle d'un grand échantillon, on y trouve plusieurs différences:

Le parenchyme chlorophyllien de l'écorce et le collenchyme des angles sont très différenciés; l'endoderme n'est pas plus net;

Le nombre des vaisseaux y est augmenté, et la zone périmédullaire s'y présente avec une lignification très accentuée; en certains points, enfin, dans le liber, on trouve une sclérose quelquefois très marquée de quelques-unes de ses cellules, sclérose qui fait absolument défaut chez le nain;

Le développement de l'écorce par rapport au cylindre

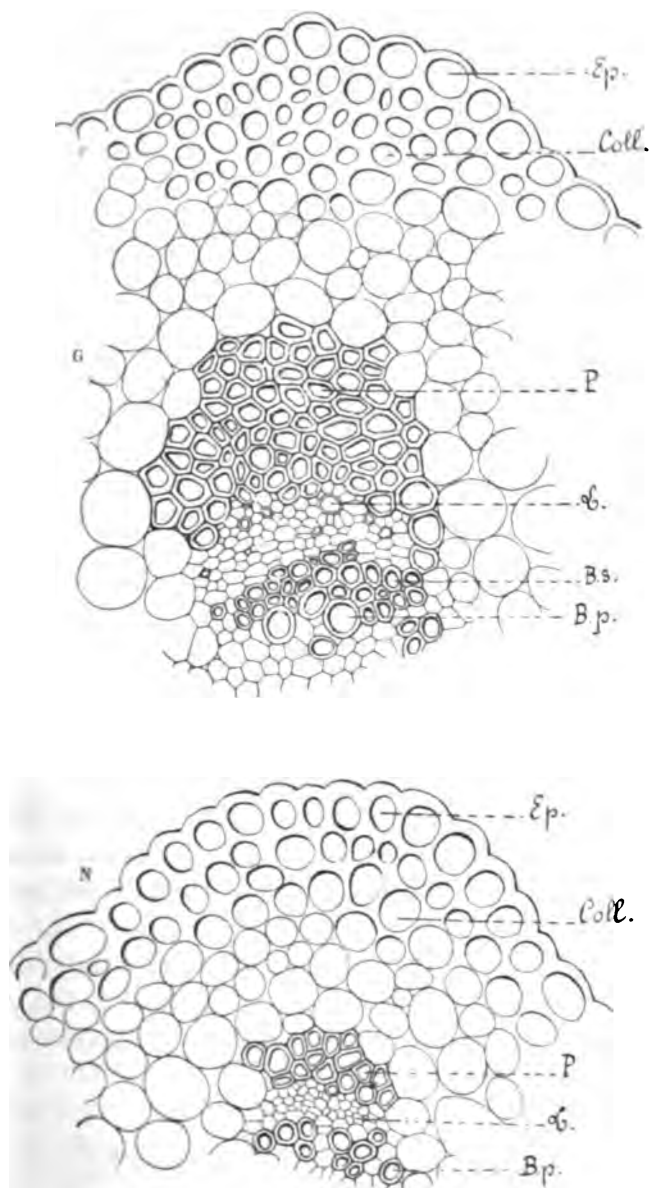


Fig. 23 et 24. — Structure de la tige du *Rumex Acetosella*. — Mêmes lettres que précédemment. *Coll*, collenchyme cortical. Le nain (N) montre le grand développement de l'écorce, les grandes dimensions de ses cellules épidermiques E*p*, la réduction du péricycle P, et l'absence de formations secondaires B*s*. Gross. : 335.

central y est moindre ; le nombre des faisceaux libéro-ligneux est ici de 20; on n'en trouve que 10 dans le premier cas.

Structure du pétiole. — Le pétiole fait voir des modifications analogues (Pl. III, fig. 5 et 6).

Sur la coupe transversale, il affecte presque la forme d'un cœur de carte à jouer.

On peut compter un gros faisceau médian et quatre autres

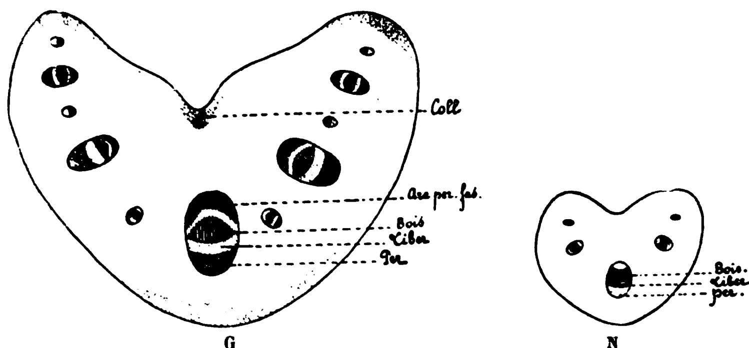


Fig. 25 et 26. — Coupe schématique du pétiole de *Rumex Acetosella*. On constate la réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux chez le nain (N). — *Coll*, collenchyme; *arc. per. fas.*, arc périfasciculaire; *Per*, péricycle.

plus petits, deux de chaque côté du plan médian de symétrie ; en outre, entre ces cinq faisceaux principaux s'en trouvent six autres, trois de chaque côté, sortes de petits faisceaux accessoires très réduits. Dans chaque faisceau, la sclérification périmédullaire est bien développée, le péricycle est fibreux et lignifié.

Chez le nain, il n'y a dans le pétiole que les cinq faisceaux principaux, et, caractère très remarquable ici, il n'y a pas de péricycle lignifié. A signaler aussi la réduction ou l'absence de sclérification périmédullaire.

SARRASIN (*Polygonum Fagopyrum* L.).

Certains nains n'atteignent pas 10 centimètres de hauteur; les types géants atteignent 60 centimètres et au delà.

Un type normal, type moyen, mesurant 35 centimètres de

hauteur, servira de terme de comparaison avec un type nain ayant 15 centimètres de hauteur, et un type géant atteignant 64 centimètres.

Structure de la racine. — Type moyen. — La racine en coupe transversale présente les caractères suivants :

Assise pilifère à cellules allongées tangentiellement;

Écorce composée de cinq assises de cellules, plus petites dans la zone externe que dans la zone interne;

Endoderme à grandes cellules;

Huit îlots de fibres péricycliques lignifiées à parois très épaisses;

Liber en zone continue comprenant quatre à cinq fibres dans le sens radial; bois en zone continue, composé de fibres bien alignées au nombre de 35 par file radiale, et de gros vaisseaux dont les plus internes sont deux fois plus grands que les externes; on en compte 114 sur toute la surface du bois. Enfin on trouve quatre pointes primaires dans la zone ligneuse interne, correspondant chacune à deux îlots de péricycle.

Le développement relatif des différentes zones est, pour un rayon égal à 100 :

Écorce 18; bois 64, moelle 18, formant un cylindre central = 82.

Type nain.

Assise pilifère à cellules presque carrées sur la coupe. Écorce comportant six assises cellulaires plus petites dans la zone externe que dans la zone interne. Assise endodermique, ne se distinguant pas des autres cellules corticales par la forme ou les dimensions.

Pas de péricycle différencié. Liber formant 8 petits îlots disposés 2 par 2. Bois en zone continue composé de fibres lignifiées alignées radialement, comprenant 5 de ces fibres dans chaque file, et de gros vaisseaux dont les dimensions sont moitié moindres que dans l'exemple moyen. On en compte 19 sur toute la coupe; on peut compter 4 pointes primaires, correspondant chacune à 2 îlots de liber.

Le développement relatif des différentes zones, en prenant pour rayon 100 :

Écorce 29; bois 17; moelle 54, formant un cylindre central = 71.

Type de grande taille.

Assise pilifère à cellules allongées dans le sens tangentiel et à parois rectilignes. Hypoderme très net, à grandes cellules.

Écorce à 7 ou 8 assises de cellules polygonales de grandes dimensions. Assise endodermique bien différenciée, par ses grandes cellules, des autres assises corticales.

Péricycle très développé, à fibres sclérifiées, épaisses, disposées en zone continue.

Liber bien développé en zone continue. Bois composé de fibres dont le nombre en file radiale s'élève à 38, et de gros vaisseaux au nombre de 170 à 180 sur toute l'étendue de la coupe.

Le développement relatif des différentes zones, pour un rayon égal à 100, peut ainsi s'exprimer : Écorce 18, péricycle 3, zone libéro-ligneuse 69, moelle 10, c'est-à-dire un cylindre central de 82.

L'étude anatomique de la racine nous montre donc :

1° Dans le nain :

Un grand développement de la moelle, de l'écorce, qui se différencie en deux zones très nettes. Une réduction de l'assise ligneuse, du nombre de ses éléments et de leurs dimensions, et le faible développement du liber qui ne forme que 8 petits îlots ;

L'absence de péricycle différencié.

2° Dans le géant :

Le grand développement de la zone ligneuse, du nombre et des dimensions de ses éléments, du liber qui forme une zone continue, du péricycle qui prend un développement considérable.

Par contre, on observe une réduction très marquée de la moelle et de l'écorce.

Structure de la tige. — Prenons comme type l'exemple moyen.

L'écorce se différencie de plus en plus à mesure qu'on se rapproche du sommet en une zone externe collenchymateuse. L'endoderme devient très net vers les entre-nœuds supérieurs.

Le péricycle lignifié, bien limité dans les entre-nœuds inférieurs, devient parenchymateux, puis disparaît au sommet. Le liber forme, de la base au sommet, des groupements de ses fibres, de plus en plus nets. Le bois, d'abord en anneau continu, se sépare en faisceaux, qui s'isolent les uns des autres à mesure qu'on se rapproche du sommet de la tige. Le nombre des faisceaux augmente, passe par un maximum au niveau du 3ᵉ entre-nœud, puis diminue jusqu'au sommet.

La moelle a son maximum de développement au 3ᵉ entre-nœud.

On peut définir à la tige trois structures :

1° *Structure tigellaire.* — Écorce presque uniforme à larges cellules.

8 groupes de fibres péricycliques disposés 2 par 2.

Anneau continu de fibres lignifiées.

Vaisseaux formant 8 groupes correspondant aux îlots péricycliques.

2° *Structure caulinaire* proprement dite.

Assises externes de l'écorce légèrement collenchymateuses. Péricycle subsclérifié.

Faisceaux libéro-ligneux reliés entre eux par le bois secondaire en anneau fibreux. Le nombre maximum des faisceaux libéro-ligneux est au 3ᵉ entre-nœud.

3° *Structure bractéale.* — Zone collenchymateuse corticale très développée, les épaississements oblitèrent presque la lumière des cellules. L'endoderme est très différencié.

Les faisceaux libéro-ligneux, dont le bois est réduit à quelques vaisseaux, sont séparés nettement les uns des autres.

Voyons quelles sont les différentes modalités anatomi-

ques, en rapport avec la taille des échantillons de Sarrasin, que l'on étudie.

1° *Structure tigellaire.* — *Type moyen.* — Épiderme à cellules aplaties, à parois épaisses. Écorce différenciée en 2 zones : l'externe à petites cellules, l'interne à cellules plus grosses, plus arrondies, à parois minces. L'endoderme possède des grands éléments dont les contours arrondis les distinguent des assises corticales voisines.

8 groupes de fibres péricycliques disposés 2 par 2, à membranes très sclérosées, et au nombre de 12 à 14 par groupe.

Liber en zone continue, mais plus développé à la face interne des îlots péricycliques. Bois en zone continue, formé de fibres lignifiées disposées régulièrement, et de vaisseaux se groupant en faisceaux plus ou moins distincts.

Zone périmédullaire lignifiée, à petites cellules polygonales. Moelle à grandes cellules.

Pour un rayon égal à 100 on a : écorce 15, cylindre central 85, comprenant la zone libéro-ligneuse 17, et la moelle 68.

Type nain.

Épiderme à cellules arrondies, à membrane externe cutinisée ;

Écorce différenciée en 2 zones très distinctes, l'externe de collenchyme, l'interne à grosses cellules arrondies à membrane mince et laissant des méats entre elles.

L'assise endodermique possède des cellules semblables à celles de la zone corticale interne.

Il y a 8 îlots libériens à la face externe de chacun desquels on trouve 4 à 6 fibres péricycliques lignifiées, tandis que le bois forme une zone continue peu développée dont les éléments sont des fibres à parois épaisses avec des vaisseaux de même dimension.

La moelle est à grandes cellules arrondies à parois minces.

Voici le développement respectif des différentes zones, pour un rayon égal à 100 :

Écorce 21, cylindre central 79, dont bois 6 et moelle 73.

Type géant.

Épiderme à membranes épaisses, à cellules plates.

Écorce à grandes cellules, dont les plus externes sont épaissies.

Endoderme très net.

8 groupes de fibres péricycliques composés de 18 à 20 de ces fibres.

Liber en zone continue, l'anneau de bois est très épais; il est formé de fibres et de vaisseaux dont le calibre est presque le double de ceux du nain, et de la zone périmédullaire, composée de cellules polygonales lignifiées.

En résumé, le nain se traduit par le développement de l'écorce et la réduction relative du cylindre central, réduction due au bois, car la moelle est proportionnellement plus développée que dans les grands échantillons.

L'épiderme arrondit ses cellules et l'écorce est différenciée en une zone externe de collenchyme.

On observe une réduction du péricycle, du liber, du bois, du parenchyme périmédullaire, et dans le bois, le calibre des vaisseaux et celui des fibres sont presque les mêmes, tandis qu'il est si différent dans le géant.

2° *Structure caulinaire.* — *Type moyen.* — Épiderme dont les cellules ne se distinguent pas sur la coupe de l'ensemble des cellules corticales externes qui forment le collenchyme.

Zone corticale interne, formée de 1 à 2 assises cellulaires à grands éléments.

Les faisceaux libéro-ligneux, nettement séparés les uns des autres, sont au nombre de 46. Le liber et le péricycle scléreux à lumière large s'y adossent.

Zone périmédullaire continue et sclérifiée, moelle à grandes cellules polygonales.

Type nain. — Épiderme fortement cutinisé.

Zone corticale externe composée de 1 à 2 assises de cellules de collenchyme. Zone corticale interne à cellules polygonales irrégulières dont les parois sont minces.

L'endoderme ne s'en distingue pas.

Faisceaux libéro-ligneux nettement séparés les uns des autres au nombre de 26. Absence de péricycle différencié.

Type géant. — Même type de structure dans l'écorce, mais le collenchyme a un développement beaucoup plus grand, surtout en regard des faisceaux libéro-ligneux.

45 faisceaux libéro-ligneux, réunis par un anneau de bois fibreux secondaire.

Arcs péricycliques à éléments sclérosés à large lumière.

La *structure bractéale* nous offre les mêmes caractères différentiels anatomiques que dans la tige que nous venons d'étudier.

Structure du pédicelle floral. — La structure comparée du pédicelle floral des échantillons moyen, nain et géant, nous montre dans les trois cas le même nombre de faisceaux fondamentaux, mais l'échantillon géant un nombre plus grand de petits faisceaux intermédiaires.

Dans les échantillons moyen et géant, l'écorce se différencie en une zone externe de collenchyme, ce qui n'a pas lieu dans le nain.

Structure du pétiole. — Nous comparons les pétioles les plus longs, correspondant dans chaque type à l'entre-nœud de longueur maxima.

Tyve moyen. — Le pétiole présente une gouttière supérieure.

Le collenchyme cortical est d'autant plus développé que le pétiole est inséré plus haut sur la tige. Les faisceaux libéro-ligneux sont au nombre de 8, 1 central et 7 autres disposés symétriquement tout autour au voisinage du bord.

Type nain. — Pétiole en forme de croissant, dont les extrémités sont émoussées et possèdent des poils unicellulaires groupés par deux ou trois.

Épiderme à cellules allongées radialement, renforcé au niveau des faisceaux par 1 à 2 assises de cellules de collenchyme. Le collenchyme manque dans les angles supérieurs.

8 faisceaux libéro-ligneux ; celui du centre, le plus développé, possède 6 à 8 vaisseaux.

Type géant. — Même forme du pétiole. Même nombre de faisceaux libéro-ligneux.

Les poils sont relativement plus courts.

Le collenchyme est plus développé, surtout au niveau des angles supérieurs, et les cellules du parenchyme sont plus nombreuses. Enfin le calibre des éléments est bien supérieur à celui des éléments du type nain.

En résumé, chez les *Polygonum Fagopyrum*, le nanisme se manifeste par les caractères suivants :

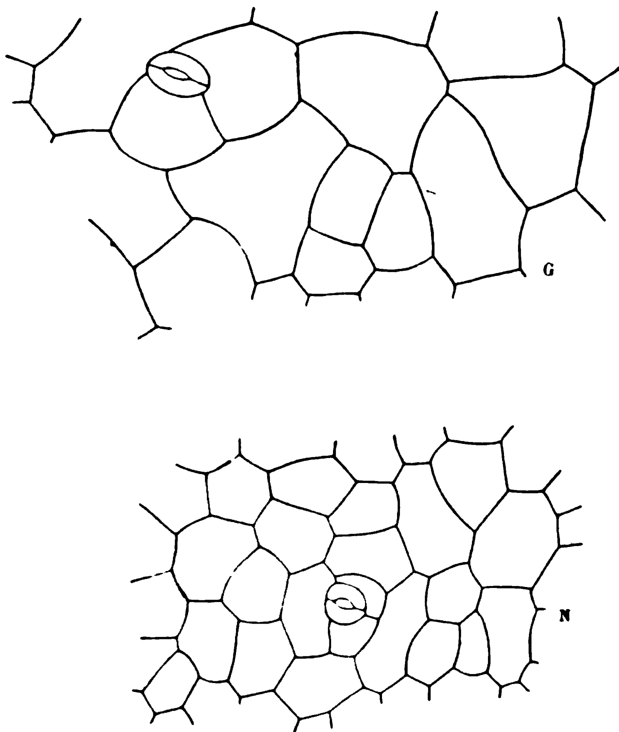


Fig. 27 et 28. — Épiderme supérieur de la feuille du *Polygonum Fagopyrum*. — Cas rare où les cellules du nain ont leurs dimensions très réduites. Gross. : 275.

Il y a réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux.

Tandis que dans les échantillons géants le péricycle est très développé et forme des fibres sclérifiées, il ne se diffé-

rencie pas du tout dans le nain. Le liber et le bois offrent une réduction très marquée dans le nombre et le calibre de leurs éléments.

En tenant compte des proportions respectives des différentes zones structurales de la plante, on voit que l'écorce et la moelle offrent un développement bien plus prononcé que dans les grands échantillons.

Il en résulte que dans l'étude anatomique du *Polygonum Fagopyrum*, on devra tenir compte des différences individuelles en rapport avec les dimensions de la plante. Elles se manifestent par la variabilité du nombre des faisceaux libéro-ligneux, la différenciation plus ou moins marquée du collenchyme cortical, et surtout du péricycle.

Euphorbiacées.

Euphorbe (*Euphorbia stricta* L.).

On peut résumer les caractères anatomiques dus au nanisme, dans cette espèce, par l'étude de la tige.

Chez les échantillons de grande taille, sur une coupe transversale de cet organe, on peut relever les particularités suivantes :

Importance des formations secondaires Bs (fig. 29) ; les vaisseaux du bois primaire Bp sont isolés dans du conjonctif à petites cellules. Le bois secondaire est fibreux, plus rare en vaïsseaux.

Le péricycle fibreux P est à fibres sclérosées très épaisses, à lumière étroite et à membranes quelquefois plissées, disposées en îlots. On en compte 34 sur toute la tige.

L'épiderme Ep est assez distinct du parenchyme cortical, et celui-ci est uniforme.

Chez les nains, les caractères anatomiques de la tige sont sensiblement différents :

L'écorce est relativement, même en valeur absolue, beau-

coup plus développée. L'épiderme est mieux formé, et sa cutinisation bien marquée.

Le péricycle est très réduit : cette réduction du péricycle est le caractère le plus frappant de la structure du nain. On trouve quelques fibres isolées, ou bien groupées au nombre de 2 à 4, en formant 17 îlots plus ou moins nets, correspondant à 17 faisceaux libéro-ligneux.

Enfin, chez ce nain, l'anneau fibreux secondaire du bois est peu développé.

Orchidées.

Epipactis (*Epipactis atrorubens* Hoffm.).

Nous avons pris comme types de comparaison un échantillon de 0m,25 de hauteur possédant 7 fleurs, et un autre de 0m,70 de hauteur possédant 26 fleurs.

Structure tigellaire. — Elle diffère sensiblement de la structure caulinaire proprement dite, par l'orientation des faisceaux libéro-ligneux qui forment un anneau. Voici la structure de la tigelle du nain :

L'épiderme est à cellules irrégulières, dont les parois externes sont curvilignes.

Les cellules corticales sont très régulières, polygonales à contours arrondis. La démarcation entre les rayons médullaires et l'écorce se fait sans aucune transition.

Les faisceaux libéro-ligneux, au nombre de 7, sont plongés dans un parenchyme dont les cellules sont plus régulières que celles de l'écorce. Chaque faisceau libéro-ligneux comporte un îlot de liber arrondi sur la coupe. Le bois qui entoure presque complètement ce liber est composé de vaisseaux de différents calibres ; quelques vaisseaux du bois sont isolés au milieu du parenchyme à petites cellules qui flanque l'extrémité interne de chaque faisceau.

Enfin l'arc péricyclique de chaque faisceau est formé de quelques fibres à parois épaisses et sclérosées.

Telle est la structure du nain ; quand on la compare à

celle du type supérieur, on peut relever chez ce dernier les différences suivantes :

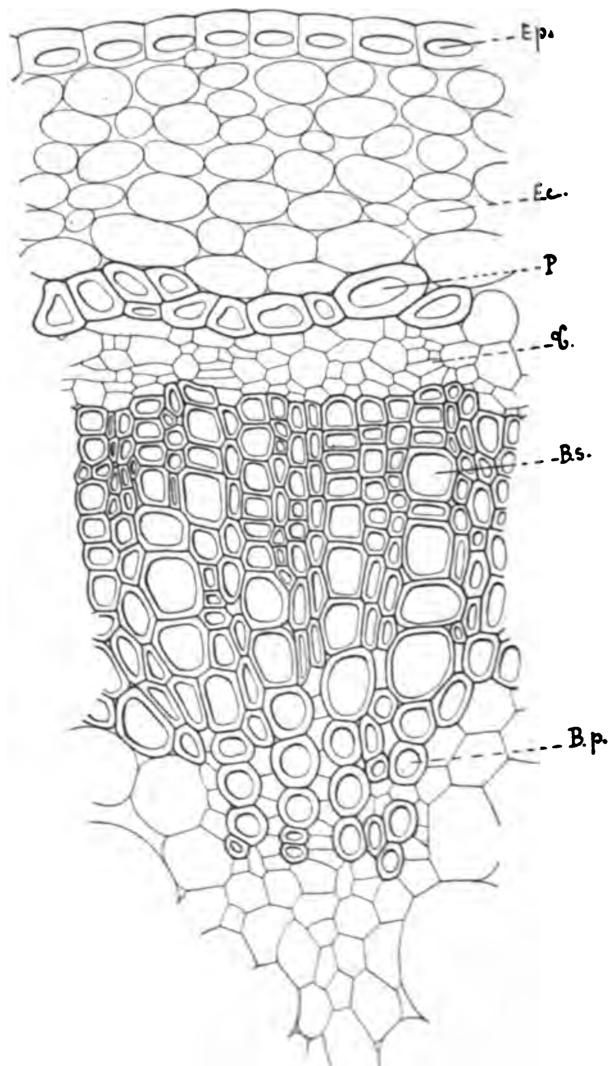


Fig. 29. — Structure d'une tige d'*Euphorbia stricta*. Échantillon géant. — Ep, épiderme ; Ec, écorce ; P, péricycle ; L, liber ; Bs, bois secondaire ; Bp, bois primaire. (Les tubes laticifères n'ont pas été figurés.) Gross. : 275.

Augmentation du nombre des cellules dans chaque tissu,

de leurs dimensions ; augmentation du nombre des faisceaux libéro-ligneux ; on en compte 10 ici ; ces faisceaux sont beaucoup plus développés.

Enfin la zone corticale interne diffère sensiblement de la

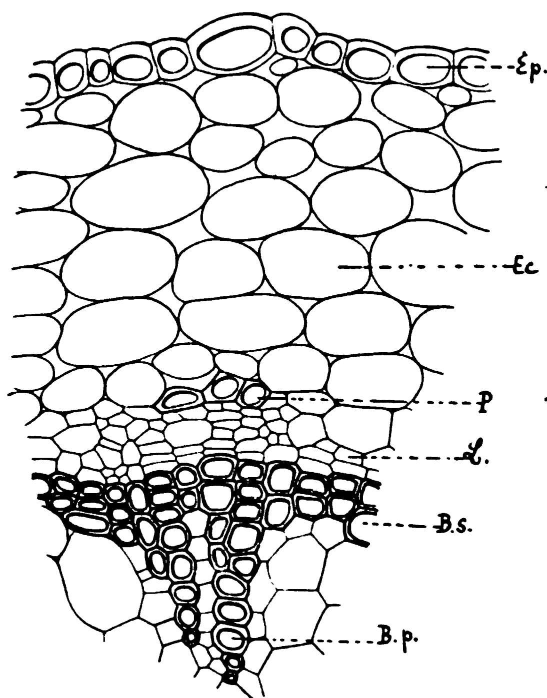


Fig. 30. — Structure d'une tige naine d'*Euphorbia stricta*. — On constate le grand développement de l'écorce Ec ; la réduction du péricycle P, et des formations secondaires Bs ; la réduction du calibre des vaisseaux est manifeste, contrairement aux cellules corticales qui sont plus grandes, même en dimensions absolues. Gross. : 275.

zone externe par ses cellules plus régulières et à parois plus épaisses.

Structure caulinaire proprement dite. — Chez l'échantillon nain, nous trouvons :

Un épiderme à cellules arrondies, semblables aux cellules corticales sous-jacentes.

Une zone corticale externe où les cellules sont petites, arrondies, lâchement unies entre elles. Une zone corticale

interne à cellules plus grandes polygonales et régulièrement juxtaposées entre elles; l'endoderme ne s'en distingue pas, l'écorce possède 4 à 5 assises cellulaires.

Si l'on représente par 100 le rayon de la tige, l'écorce égale 21, le cylindre central 79.

Les faisceaux libéro-ligneux sont disposés en deux rangées concentriques; on en compte 13 dans la rangée externe, 6 dans la rangée interne. Chacun d'eux comporte un péricycle fibreux à fibres très épaisses, et est enserré dans une zone de tissu périmédullaire à petits éléments lignifiés formant un anneau complet.

En comparant à cette structure celle du type supérieur, on remarque :

Une augmentation du nombre des faisceaux libéro-ligneux ; on en compte 27 dans la rangée externe, 10 dans la rangée interne, et 17 dans une rangée moyenne ; les faisceaux de la rangée externe sont enserrés dans un anneau lignifié secondaire complet; les faisceaux internes sont entièrement libres, isolés au milieu de la moelle.

Une réduction de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central; l'écorce égale 15, le cylindre central 85. Enfin il y a augmentation du nombre et des dimensions des cellules.

Si l'on étudie la structure comparée de l'axe floral, on arrive aux mêmes conclusions.

Structure du pédicelle floral. — Il y a 6 faisceaux libéro-ligneux dans les deux cas, mais dans le nain le péricycle n'est pas différencié, tandis que dans l'autre il est constitué par des arcs de fibres sclérifiées; de plus le calibre des vaisseaux est très faible dans le premier cas.

En résumé, le nanisme dans l'épipactis se traduit anatomiquement par : une diminution du nombre des faisceaux libéro-ligneux, du nombre de leurs cellules, et l'absence de péricycle lignifié dans le pédicelle floral; on peut constater par contre un développement plus grand de l'écorce par rapport au diamètre du cylindre central.

Le nanisme, nous le voyons donc, modifie profondément la structure anatomique du végétal qui en est atteint : cette modification porte sur le nombre des éléments anatomiques, leurs dimensions et leur différenciation. La réduction du nombre des éléments est générale ; leur différenciation est variable, elle porte surtout sur le collenchyme cortical et le péricycle.

Quant à la réduction des dimensions, elle est inégale. Nous avons vu que les cellules épidermiques présentent souvent les mêmes dimensions chez le nain et le géant ; par contre, les dimensions des vaisseaux du liber et du bois sont *toujours* réduites à peu près, et souvent proportionnellement aux dimensions de l'organe végétatif considéré. Le tableau ci-dessous est très intéressant à cet égard : les dimensions des vaisseaux qui ont fourni les rapports notés ici portent sur les vaisseaux les plus grands.

NOMS DES ESPÈCES	ORGANE végétatif considéré.	RAPPORTS des dimensions du type géant au type nain.	RAPPORTS des dimensions des vaisseaux du bois.
Calamintha Acinos............	Tige.	4,00	4,00
Saxifraga granulata..........	Tige.	2,60	2,66
Solanum nigrum.............	Tige.	2,59	2,50
Isatis tinctoria..............	Pétiole.	2,22	2,59
Datura Stramonium..........	Racine.	4,00	3,00
—	Pétiole.	2,36	3,00
Erodium cicutarium..........	Racine.	4,50	3,37
—	Tige.	3,70	2,00
Scandix Pecten-Veneris........	Racine.	4,00	1,93
—	Tige.	2,39	1,75
—	Pédicelle.	1,81	1,50
Capsella Bursa-pastoris........	Tige.	3,05	2,66
Rumex Acetosella.............	Tige.	2,12	1,15
Mercurialis annua............	Pétiole.	2,00	1,15
Papaver dubium..............	Tige.	2,29	3,00
Amarantus retroflexus........	Tige.	2,25	3,00
Nicandra Physaloides.........	Racine.	2,50	2,00
Silene conica................	Tige.	3,33	2,50
Phlox Drummondi............	Racine.	1,80	2,00
Echium vulgare..............	Tige.	2,40	1,43
Raphanus Raphanistrum......	Pétiole.	2,00	2,14

Ce tableau nous montre, de la façon la plus nette, que les vaisseaux du bois sont toujours réduits comme calibre;

Que cette réduction est souvent exactement proportionnelle à la réduction des dimensions totales de l'organe dans lequel on les trouve;

Qu'elle est quelquefois plus accentuée, ou au contraire moins accentuée que celle des dimensions totales de l'organe considéré.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES TISSUS

L'accroissement d'un organe peut être le résultat du simple agrandissement de chacun de ses éléments, ou bien c'est le résultat de la multiplication des cellules par *naissance* d'un certain nombre d'autres cellules à côté de celles qui existaient déjà.

Dans ce chapitre, l'étude du développement va nous montrer combien ces deux processus interviennent inégalement, quand la plante doit rester naine, ou au contraire acquérir des dimensions colossales. Cette étude nous permettra d'interpréter quelques-uns des résultats énoncés dans le chapitre précédent.

Nous avons fait de nombreux semis dans le champ d'expériences du laboratoire de Fontainebleau ; ces semis comportaient deux lots :

1° Graines issues de nains horticoles déjà fixés depuis plusieurs générations;

2° Graines provenant d'individus nains constitutionnellement.

Dans le premier cas, nous avons pu relever les particularités suivantes : les plantules provenant des premiers lots sont beaucoup moins développées dans les espèces naines que dans les espèces géantes; le nombre des feuilles est moindre dans le premier cas, leurs cotylédons sont plus petits. Dans les espèces où le nombre des feuilles est le même à un moment donné chez les nains et les géants, les entre-nœuds sont moins longs chez les nains. Les plantules issues des seconds lots montrent au contraire peu de dif-

férence; elles paraissent également développées dans les deux cas : leur axe tigellaire est le même au point de vue des dimensions en diamètre et en longueur.

Nous voyons donc, dans les premiers lots, des nains fixés par la sélection ou tout autre procédé; dans les seconds cas, des nains accidentels produire des plantules tout aussi vigoureuses et développées que celles provenant d'un générateur de grande taille.

Plus intéressantes sont les comparaisons morphologiques et anatomiques des plantes naines et géantes plus développées. Elles font l'objet du présent chapitre, et leur étude comporte trois facteurs. D'abord, la comparaison d'un type nain à un type géant, tous deux adultes, puis celle d'un type nain à un type géant, tous deux jeunes, et enfin d'un nain adulte à un échantillon de même taille que lui, mais en voie de développement.

Nous citerons les exemples suivants :

1° Matricaire (*Matricaria Chamomilla* L.).

L'étude anatomique de la tige de la matricaire va nous fournir un premier exemple du mode de différenciation définitive des échantillons nains.

La tige de cette plante possède un cylindre central bien différencié; ses faisceaux libéro-ligneux sont unis les uns aux autres par des rayons lignifiés de métaxylème. Le cylindre central est limité en outre par un endoderme en général assez net.

Chez le nain adulte, le nombre des faisceaux libéro-ligneux se réduit à 5 principaux et à 3 petits. Ils possèdent un péricycle fibreux. Les vaisseaux du bois sont isolés ou réunis les uns aux autres par quelques rares fibres lignifiées. Le parenchyme périmédullaire ainsi que les rayons médullaires sont peu sclérifiés.

Chez le type géant adulte, le nombre des faisceaux libéro-ligneux est plus grand. Il y a encore 5 faisceaux principaux;

mais on en compte 9 autres qui atteignent presque les dimensions des premiers. Leur péricycle est très développé, et le bois secondaire avec ses fibres se distingue facilement du bois primaire dont les vaisseaux sont isolés dans du parenchyme à membranes minces. Le parenchyme périmédullaire est sclérifié ainsi que les rayons médullaires.

Enfin les grands échantillons possèdent du collenchyme cortical ; les nains n'en possèdent pas.

Nous voyons donc une grande analogie de structure entre le nain et le géant ; mais dans ce dernier, outre le collenchyme cortical, nous voyons apparaître des formations secondaires dans les faisceaux libéro-ligneux.

A l'examen seul de la coupe, la pachyte semble discontinue ; il n'en est rien, le cambium fonctionne sur tout le pourtour du cylindre central, mais les formations secondaires inter-fasciculaires se bornent à un tissu lignifié semblable au parenchyme périmédullaire.

C'est ce que prouve l'examen d'un échantillon jeune qui deviendra plus tard géant, comme le montre déjà sa vigueur (feuilles nombreuses, tiges grosses, racines abondamment ramifiées), comparativement à un autre jeune qui n'atteindra jamais le développement du premier.

Le géant jeune montre :

Une zone de cambium qui fait tout le tour de la tige, aussi développée au niveau des faisceaux libéro-ligneux que dans leur intervalle. Les vaisseaux du bois primaire sont seuls lignifiés, le péricycle ne l'est pas encore ; le collenchyme cortical n'est pas encore nettement différencié.

Le nain jeune par contre a déjà sclérifié son péricycle et son tissu périmédullaire en regard des faisceaux libéro-ligneux, tandis que le cambium commence seulement à apparaître. On voit en effet quelques cellules, dans les rayons médullaires, se cloisonner tangentiellement ; une ou deux cloisons apparaissent çà et là. On conçoit bien que dans cette tige le cambium n'aura pas le temps de fonc-

tionner; la sclérose qui commence va fixer la structure actuelle.

D'un côté, nous voyons donc le nain jeune qui commence à se scléroser dans sa structure primaire, tandis que le géant va continuer son développement, le cambium apparaissant à une époque où tous les tissus sont encore jeunes.

Un autre échantillon, de même taille que le nain, mais en voie de développement, nous montre une structure toute différente de celui-ci. La sclésose périmédullaire existe, mais le cambium qui fonctionne encore cessera bientôt son fonctionnement, et quand on le compare au nain on voit nettement une structure plus âgée.

En résumé, dans cette espèce, la sclérose fixe la structure primaire de la tige du nain, qui est définitive, tandis que le gigantisme se traduit par le grand développement des tissus secondaires, et il existe tout un intermédiaire de types adultes de tailles différentes qui sont intermédiaires aussi au point de vue anatomique.

Le nanisme est donc le résultat d'un arrêt de développement au seuil des formations secondaires.

2° ERIGERON (*Erigeron canadensis* L.).

Cette espèce peut acquérir des dimensions considérables, un mètre et plus, alors que l'on observe fréquemment des nains qui n'atteignent pas un décimètre de hauteur.

En août et septembre, on peut rencontrer partout où pousse cette plante tous les degrés de développement, depuis les individus les plus jeunes jusqu'à ceux qui ont déjà des fruits mûrs; cette espèce est donc, au point de vue qui nous occupe, un bon sujet d'études.

Tous nos échantillons ont été récoltés au mois d'août, dans le champ du laboratoire de biologie végétale.

Étudions d'abord un *Erigeron* en voie de développement, hauteur 0^{m},20 (fig. 4, pl. IV).

La tige est légèrement cannelée, et au niveau des

cannelures du collenchyme se différencie dans l'écorce.

Le cylindre central est nettement délimité de l'écorce.

Le cambium libéro-ligneux va fonctionner sur tout le pourtour; mais à l'époque actuelle il a commencé seulement au niveau de quelques faisceaux, formant du bois secondaire en dedans, du liber secondaire en dehors. Le liber secondaire présente peu de fibres cellulosiques; les fibres sclérifiées, en outre, y sont nombreuses ; le liber primaire est du liber mou, le liber secondaire du liber dur. Enfin la zone périmédullaire est sclérifiée et elle entoure complètement les faisceaux primaires du bois (fig. 2 et 3, pl. IV).

Étudions maintenant un échantillon de même hauteur, mais adulte. Ce sera un nain par rapport au premier, puisqu'il a même hauteur et qu'il n'a pas encore atteint son complet développement.

L'écorce présente la même structure, si ce n'est que l'épiderme est bien mieux marqué, le collenchyme au contraire faisant défaut.

La lignification des éléments du cylindre central est bien marquée : zone périmédullaire, parenchyme ligneux, péricycle. En certains points, on voit une ébauche de cambium, représenté par quelques rares cellules à cloisonnements tangentiels, et de plus, on ne trouve pas d'éléments durs dans le liber, ni de bois secondaire.

Ainsi donc, dans le nain, le cambium n'a pas fonctionné; il a fait son apparition au moment où la sclérose a envahi les éléments anatomiques.

Par contre, le gigantisme se traduit par l'abondance des formations secondaires (fig. 1, pl. IV).

Le cylindre central est très développé. Le bois secondaire, bien distinct du bois primaire par ses fibres lignifiées disposées en file radiale, laisse en dedans les vaisseaux primaires, isolés dans un parenchyme non lignifié et entouré de tissu périmédullaire lignifié.

Le cambium a formé du bois secondaire sur tout le pourtour de la tige. En regard de chaque faisceau primaire, le

liber secondaire apparaît très nettement. C'est du liber dur, par opposition au liber mou primaire.

L'étude de la racine nous fournit les mêmes conclusions pour le nanisme. Le liber est emprisonné par des formations péricycliques, et nulle part sur le pourtour de la tige on ne trouve de trace de cambium.

L'*Erigeron canadensis* nous permet donc de conclure ceci :

Le gigantisme se traduit par l'abondance des formations secondaires, le nanisme par leur absence; entre ces deux cas extrêmes, tous les intermédiaires. La sclérose fixe l'état adulte à une époque quelconque du développement, avant, pendant ou après la formation de la pachyte du cylindre central, et suivant que la structure sera fixée plus ou moins tôt, nous aurons un nanisme plus ou moins accentué.

3° Amarante (*Amarantus retroflexus* L.).

La racine d'*Amarantus retroflexus* en voie de développement, étudiée au-dessus de sa région de croissance terminale, présente une structure assez complexe.

Tout au centre, sont adossés les vaisseaux du bois primaire, formant deux faisceaux distincts séparés par un conjonctif constituant deux rayons médullaires placés dans le prolongement l'un de l'autre. Le cambium forme bientôt, du côté externe de ces deux faisceaux, du bois secondaire et du liber secondaire, tandis que dans l'intervalle il ne se forme que du conjonctif.

Puis, à un stade ultérieur, une assise génératrice apparaît, formant des faisceaux de liber et de bois complètement isolés par des rayons médullaires de tissu conjonctif; ces rayons médullaires peuvent se lignifier ou rester cellulosiques.

Si la plante continue à s'accroître, un nouvel anneau concentrique au premier ne tarde pas à se former, et ainsi de suite.

L'étude d'un échantillon nain adulte montre une sclérose

précoce, fixant la structure anatomique de la racine à ses deux faisceaux du centre entourés d'un seul anneau libéro-ligneux.

L'étude d'un échantillon de grande taille montre que le processus est beaucoup plus avancé : il peut se former jusqu'à 4 anneaux concentriques de faisceaux libériens et ligneux plus ou moins cohérents ou séparés les uns des autres.

Il est donc permis de conclure que la racine adulte de l'*Amarantus* nain représente l'état jeune d'individus plus robustes.

Structure de la tige. — En coupe transversale elle présente un contour très sinueux. Le cylindre central y est bien délimité, on y distingue des faisceaux périphériques et des faisceaux centraux. Parmi les nombreux faisceaux qui vont à chaque feuille, quelques-uns des latéraux se placent à la périphérie du cylindre central, les autres, avec le médian, sortent plus profondément de la moelle et y forment autant de cercles irréguliers qu'il y a de traces de feuilles (Van Tieghem).

Sur un échantillon de grande taille, on peut constater l'importance des formations secondaires dans la zone des faisceaux périphériques aussi bien que dans chaque faisceau isolé de la moelle; par contre, dans le nain, ces formations secondaires n'existent pas. Quand elles existent chez celui-ci, on ne les trouve que dans la zone périphérique où elles forment un anneau continu.

Chez un échantillon encore jeune, de même taille que le nain, le cambium se dessine à la périphérie du cylindre central, et dans quelques faisceaux libéro-ligneux de la moelle.

En résumé : Gigantisme, formations secondaires; Nanisme, pas de formations secondaires ou formations peu développées.

4° EUPHORBE (*Euphorbia Helioscopia* L.).

Une tige jeune d'*Euphorbia Helioscopia* possède un anneau de faisceaux libéro-ligneux, pourvus chacun d'un péricycle à membranes minces cellulosiques. Une tige de même hauteur adulte présente des formations secondaires sur tout le pourtour de la tige ; le péricycle est cellulosique et forme des arcs juxtaposés aux faisceaux primaires. Un échantillon géant par rapport à celui-ci, possède un anneau libéro-ligneux secondaire, mais bien plus développé ; le péricycle y est sclérifié.

Ici encore, les échantillons de petite taille possèdent des formations secondaires, mais elles sont peu développées.

Nous avons formulé les mêmes conclusions pour l'*Euphorbia stricta*. Nous avons vu dans cette espèce l'importance que prennent les formations secondaires chez les types de grande taille (fig. 29).

5° ÉPILOBE (*Epilobium parviflorum* Schreb.).

Chez les *Epilobium*, les formations secondaires dans le cylindre central sont de deux sortes.

Il y a d'abord un périderme péricyclique qui forme du côté interne une assise de phelloderme, et du côté externe, confinant à l'endoderme, une assise subéreuse. Il y a ensuite, comme dans les autres tiges, du bois et du liber secondaires.

Le gigantisme se traduit, comme dans les exemples normaux, par l'abondance des formations péricycliques (Per, fig. 31). Le nanisme, au contraire, par l'absence complète, ou presque complète, du périderme péricyclique (fig. 31 et 32), et la réduction des formations secondaires libéro-ligneuses quand elles existent.

Conclusion : formations secondaires très faibles chez les épilobes nains, comparaison confirmant ce que nous avons dit précédemment.

6° Séneçon (*Senecio vulgaris* L.).

La structure anatomique d'une tige naine peut se schématiser ainsi :

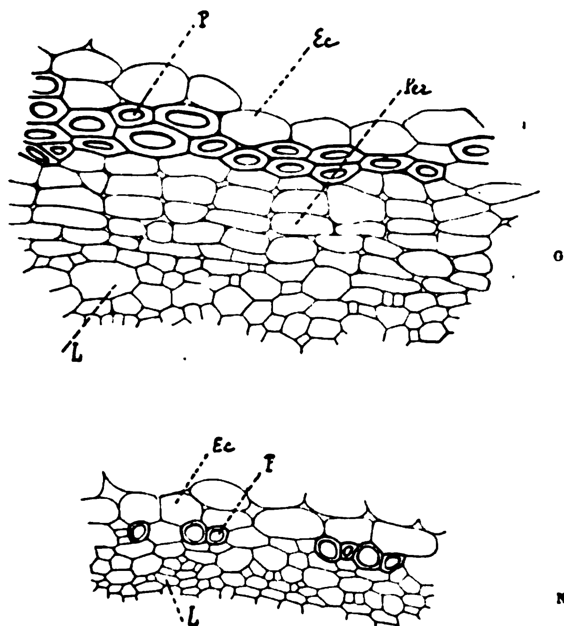


Fig. 31 et 32. — Figures destinées à montrer le périderme péricyclique (*Per*) dans la tige de l'*Epilobium parviflorum*, géant, G, et son absence dans une tige naine adulte, N, on constate aussi, dans cette dernière, la réduction du péricycle P. — Ec, écorce ; P, péricycle ; *Per*, périderme péricyclique ; L, liber. Gross. : 275.

Épiderme très nettement distinct, par ses cellules, des assises corticales sous-jacentes.

Collenchyme cortical correspondant à des cannelures qui donnent une forme étoilée de la tige sur la coupe.

Endoderme assez distinct.

17 îlots péricycliques sclérifiés.

La zone périmédullaire et les rayons médullaires sont sclérifiés.

Une tige de même taille, mais encore jeune, d'une plante qui deviendra très grande, nous présente les différences suivantes :

Le collenchyme cortical est peu marqué;

Le cambium se dessine sur tout le pourtour de la tige;

Le péricycle n'est pas sclérifié au niveau du faisceau libéro-ligneux, tandis que le bois secondaire est déjà très net.

Nous voyons donc que, dans le nain, les formations secondaires font défaut, que la sclérose des éléments est plus avancée, notamment celle du collenchyme cortical et du péricycle.

Dans les échantillons de même taille que ce nain, mais encore jeunes, une zone génératrice libéro-ligneuse forme un cercle continu; il y a déjà du bois secondaire nettement différencié, alors que le péricycle n'a pas encore sclérosé ses éléments, et que le collenchyme cortical n'est pas différencié. Il nous est donc permis de dire qu'ici encore une structure définitive est fixée dans le nain, tandis que dans l'individu actuellement de même taille, qui deviendra beaucoup plus grand, les formations secondaires, déjà très abondantes, annoncent que l'accroissement en épaisseur est loin d'être terminé, et que la structure n'a pas encore acquis sa différenciation définitive.

Ces quelques exemples nous montrent donc la différence essentielle qui existe entre deux jeunes plantes, dont l'une restera naine, et l'autre aura une grande taille. Dès ce moment, s'accuse le caractère principal que nous avons constaté entre la plante naine adulte et la plante de grande taille, savoir : dans la plante atteinte de gigantisme, la grande abondance des formations secondaires; dans la plante naine, une absence totale ou presque complète de semblables formations. L'étude d'échantillons adultes de tailles progressivement croissantes, toutes choses égales d'ailleurs, exprime donc, au point de vue anatomique, pour une espèce donnée, les stades de développement, fixés par la sclérose, par lesquels sont passés les individus supérieurs.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS.

I. — *Morphologie externe.*

Les nains ne sont pas des miniatures de l'espèce : ils ne sont pas la réduction proportionnelle des types de grande taille ; ils ont des caractères spéciaux. Si l'on considère les caractères de la plante naine par rapport à ceux de la plante géante de la même espèce, on trouve les différences suivantes :

L'ensemble des parties souterraines est plus réduit par rapport à l'ensemble des parties aériennes.

La tige, en général, n'est pas ramifiée ; ses entre-nœuds sont plus courts et moins nombreux.

L'appareil foliacé est très simplifié et réduit ; cette réduction porte aussi sur le nombre des pièces florales, comme l'a déjà fait remarquer Gübler. Quand on compare les feuilles d'un type nain à celles d'un type géant, les différences morphologiques s'exagèrent d'autant plus que l'on se rapproche davantage de la partie moyenne de la plante. Chez les nains, les feuilles sont simplifiées ; elles ne sont pas dentées, ou bien les incisures sont peu marquées. Si les types géants de l'espèce ont des feuilles de plusieurs formes, la forme des feuilles primordiales existe seule chez les plantes naines. Les cotylédons persistent plus longtemps que chez les échantillons de grande taille.

La réduction des dimensions de la feuille chez les nains est plus marquée que celle des pièces florales.

Les caractères spécifiques de l'inflorescence disparaissent presque toujours dans la plante naine, par suite de la diminution extrême de la ramification. Les fleurs sont, en dimen-

sions absolues, un peu plus petites que chez les géants, mais beaucoup plus grandes par rapport aux dimensions totales de la plante, c'est-à-dire qu'il y a disproportion très marquée entre les dimensions de l'appareil végétatif du nain et celles de ses fleurs (1). Enfin, les graines du nain sont, en dimensions absolues, plus petites que celles du géant, mais la différence n'est pas très grande.

II. — *Morphologie interne.*

A ces modifications extérieures apportées par le nanisme, correspondent des modifications anatomiques considérables. Voici ce que la morphologie interne nous indique à cet égard.

Si le nain ne présentait dans sa structure que des différences proportionnelles dans le nombre, le calibre et les dimensions de ses éléments anatomiques, ses tissus ne seraient que la réduction pure et simple de ceux du géant, mais il n'en est rien. En effet, la réduction du calibre et du nombre des éléments est très variable suivant le tissu considéré. Ainsi, par exemple, quand les dimensions des cellules des autres tissus ne sont pas réduites, les vaisseaux le sont toujours. Par contre, la réduction des dimensions des cellules épidermiques est de beaucoup inférieure à celle des vaisseaux.

Les tiges de la plante naine ont en général le tissu cortical plus épais par rapport au diamètre du cylindre central, et l'écorce est même quelquefois plus épaisse en valeur absolue. L'épiderme est mieux marqué et à cellules plus différentes par rapport aux cellules corticales. L'endoderme est généralement bien marqué. Le collenchyme cortical n'affecte jamais le même développement comparativement à celui des types de grande taille. Les divers tissus du cylindre

(1) Ces différences ont été constatées chez les plantes alpines par M. Gaston Bonnier, dans ses cultures comparées de Chamonix et de l'Aiguille de la Tour.

central sont ordinairement moins différenciés. Le péricycle peut ne pas se différencier dans les échantillons de très petite taille; ailleurs il est moins développé, ses éléments sont réduits en nombre et en dimensions; leur épaississement y est généralement moins accentué. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux y est moindre : dans chacun d'eux les vaisseaux du bois et du liber y sont moins nombreux et de plus faible calibre. Enfin le parenchyme ligneux secondaire y fait défaut, ou son développement est très faible. La moelle des nains est en général plus développée que chez les géants par rapport au diamètre du cylindre central; la sclérification des cellules dans la zone périmédullaire y fait défaut, ou bien elle est moins marquée que chez le géant.

Les racines présentent des différences absolument analogues à celles des tiges.

Dans le pétiole, le nombre des faisceaux libéro-ligneux est réduit. Le parenchyme cortical du pétiole présente les mêmes particularités que celui des tiges. Dans le limbe, l'épiderme a des éléments presque aussi grands que ceux observés dans la plante géante, tandis que les autres tissus sont au contraire très réduits quant au nombre et aux dimensions de leurs éléments.

III. — *Développement des tissus.*

On pourrait presque dire que la structure de la plante naine adulte correspond à un stade plus jeune de la plante géante dont les tissus seraient comme *sclérosés*.

Chez certaines plantes naines, la zone génératrice intralibérienne n'apparaît pas; la sclérose des éléments fixe la structure primaire qui est définitive. Chez d'autres, on voit apparaître un commencement de méristème, mais les cellules de ce méristème ne se différencient pas; tout se borne à l'apparition de quelques cloisons tangentielles. Chez d'autres enfin, la fixation de la structure anatomique est plus tardive et correspond alors à la sclérification d'un état

plus avancé de la plante adulte. Des formations secondaires, périderme et assises secondaires libéro-ligneuses, ont le temps de se former avant que la plante n'ait acquis son complet développement; mais dans les nains les formations secondaires, quand elles existent, n'acquièrent jamais une extension aussi considérable que dans les échantillons de grande taille.

En résumé, ce qui caractérise le développement des nains, au point de vue anatomique, c'est une évolution *arrêtée* plutôt que rapide.

CONCLUSIONS

Il résulte des recherches exécutées dans ce travail, que des échantillons de la même plante, qui se sont développés dans des conditions physiques identiques, présentent des différences morphologiques et anatomiques considérables. Ainsi donc, les graines d'une même plante, et même les graines prises dans un même fruit, sont loin d'être toutes semblables; leurs différences de constitution se révèlent d'une manière frappante, lorsqu'elles germent côte à côte dans un même milieu, pour donner naissance à des plantes entièrement développées. Une première conséquence de ce fait, c'est qu'il est très important, lorsqu'on expérimente sur des plantes issues de graines, d'opérer sur un grand nombre d'échantillons; en se limitant à un très petit nombre de graines on s'expose à attribuer à la cause que l'on fait varier des différences de forme et de structure qui peuvent tenir simplement à la constitution même de telle ou telle graine mise en expérience.

Dans un autre ordre d'idées, lorsqu'on décrit les caractères d'une espèce, il n'est pas facile de rédiger une description qui comprenne à la fois les types les plus grands et les types les plus réduits de cette espèce. C'est ainsi que les caractères tirés de l'inflorescence n'ont plus aucune valeur chez un échantillon nain qui n'a qu'une fleur ; ceux

tirés de la forme des feuilles, de la longueur relative des entre-nœuds, etc., se trouvent tellement modifiés chez les petits échantillons qu'il devient souvent impossible de les définir. Par exemple, bien souvent, chez les types les plus minimes, les dents des feuilles disparaissent, les lobes eux-mêmes n'existent plus, le contour général du limbe est tout à fait changé, et cependant bien des caractères spécifiques énumérés dans les flores sont déduits de la nature des dents des feuilles, de la découpure du limbe, de la forme du contour que présente la feuille. Les meilleurs caractères morphologiques qui subsistent, aussi bien dans le nain que dans le géant, sont les caractères de la fleur, du fruit ou de la graine. Les résultats de ce travail ne font donc que préciser à cet égard ce que l'observation avait révélé depuis longtemps aux botanistes descripteurs, et si l'on veut donner la description détaillée d'une espèce, on ne pourra énoncer que les caractères du type moyen, un grand nombre des caractères énumérés ne pouvant s'appliquer aux types extrêmes qui sont cependant parfois si nombreux dans la nature.

Si l'on veut s'adresser maintenant aux caractères anatomiques pour décrire les espèces, on se heurte à la même difficulté; nous avons montré en effet que les tissus d'un nain diffèrent histologiquement de ceux du géant et n'en présentent jamais la réduction proportionnelle. La nature des différents tissus, aussi bien que leur distribution relative, est souvent fort différente pour les deux types extrêmes d'une même espèce, et les caractères histologiques qui demeurent communs à ces deux types ne fournissent que bien peu de ressources à la classification anatomique. Les meilleurs caractères histologiques sont encore ceux qui s'appliquent aux tissus épidermiques, soit à la forme des poils, des stomates ou de leurs cellules annexes, et encore ces derniers caractères sont-ils parfois assez variables. Ainsi donc, une description anatomique détaillée d'une espèce ne saurait se rapporter également qu'à un type moyen, et si on veut appliquer aux nombreux exemples de plantes minimes ou

géantes, beaucoup des caractères énumérés se trouveront nécessairement en défaut. Ce serait donc une illusion de croire que les caractères de structure de l'appareil végétatif peuvent avoir une généralité plus grande que les caractères de morphologie externe et surtout que ceux tirés de la constitution de la fleur, du fruit et de la graine.

En somme, le fait qu'un échantillon, d'une espèce donnée, soit très réduit dans son développement peut tenir d'une part à la constitution même de la graine qui l'a produit, d'autre part, aux conditions extérieures. Il y a donc un nanisme constitutionnel et un nanisme provoqué. Mais lorsque la même espèce produit ces deux sortes de nanisme, elle ne présente pas, dans les deux cas, nécessairement la même forme ni la même structure. Si l'on compare, par exemple, une plante présentant un nanisme constitutionnel, à une plante de la même espèce chez laquelle le nanisme a été déterminé par le climat alpin, comme dans les expériences de M. Gaston Bonnier, on trouvera un certain nombre de caractères communs dans la morphologie externe et dans l'anatomie, mais on observera aussi entre ces deux plantes naines de nombreuses différences. C'est ainsi par exemple que le nanisme alpin produit en général, chez les végétaux, des parties souterraines plus développées, une abondance plus grande des poils, des tiges plus rapprochées du sol et plus touffues, des feuilles plus épaisses, des stomates plus nombreux par unité de surface, des tissus protecteurs mieux marqués, un tissu en palissade beaucoup plus différencié, tandis qu'aucun de ces caractères ne se présente par rapport à la plante géante, dans le nanisme constitutionnel.

Ce travail a été fait au laboratoire de botanique de la Sorbonne, et principalement au laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau.

Que M. Gaston Bonnier, directeur de ces deux laboratoires, veuille bien agréer toute ma reconnaissance pour les excel-

lents conseils et les nombreux encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer.

M. Dufour, directeur adjoint du laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, m'a donné au cours de ces recherches de précieux renseignements.

Je lui adresse aussi mes plus sincères remerciements.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

LINNÉ. — Crit. bot., p. 156.

ADANSON. — Famille des Plantes, t. I, p. 115, et t. I, 2e édit., p. 270, 1763.

BONNET. — T. IV des Œuvres, édit. 1779, p. 312.

SENEBIER. — Physiologie végétale, t. II, p. 241-242.

VALMONT et BOMARE. — Dictionnaire d'histoire naturelle, t. IX, p. 171, 1791, et t. XI, p. 87.

JOURDAN. — Dictionnaire des Sciences naturelles, t. II, p. 128.
Dictionnaire des Sciences médicales, t. XXXV, 1819.

LAMARK. — Philosophie zoologique, édit. 1830, p. 225.

GŒTHE. — Histoire de mes Études botaniques, 1831.

WOLFF. — *In Theoria generationis.*

GEOFFROY SAINT-HILAIRE (ISIDORE). — Histoire des anomalies de l'organisation, t. I, p. 140.

A. MOQUIN-TANDON. — Éléments de Tératologie végétale, p. 82, 86, 392.

GUBLER. — Observations sur quelques plantes naines, suivies de remarques générales sur le nanisme dans le règne végétal (Soc. de biologie, t. III, p. 237-248, 1848).

TRECUL. — Comptes rendus de l'Institut, t. XXXV.

CARRIÈRE. — Production et fixation des variétés, p. 12 et 43, 1865.

DARESTE. — Comptes rendus de l'Académie, t. LXIII, p. 448, 1866.

MAXWELL (T.) Masters. — Vegetable Teratology, p. 454 à 456, 1869.

DECHAMBRE. — Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales, t. XI, 2e sér., p. 386, 1876.

SCHUBLER. — Bulletin de la Société botanique de France, t. XXV, p. 301, 1878.

DES MOULINS (CH.). — Bulletin Société Linnéenne de Bordeaux, t. I, p. 54.

REICHENBACH. — Icon. crit., VI, tab. 553.

MARTINS (CH.). — De la végétation du Spitzberg, p. 10 et 11.

GRISEBACH. — La végétation du Globe. Traduction française, t. I, p. 62.

EMERY. — La vie végétative, p. 505.

BONNIER (GASTON). — Études expérimentales sur l'influence du climat alpin (Bull. Soc. Bot. franç., 1887 et 1888). — Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées (Rev. gén. de Bot., t. II, 1890). — Adaptation des plantes au climat alpin (Ann. des Sc. nat., t. XX, 1895.)

DYBOWSKI. — Journal Société nationale d'Horticulture, 1888, t. X, p. LXXXI.

CLOS. — Le nanisme dans le règne végétal (Mém. Acad. des Sc., inscript. et belles-lettres de Toulouse, 1889).

VALLOT. — Les arbres nains du Japon à l'exposition du Trocadéro (Journ. d'hort., t. XI, 1889).
GAIN. — Association française pour l'avancement des Sciences. Congrès de Saint-Étienne, 1897.
COSTANTIN. — Les végétaux et les milieux cosmiques, 1898.
LALOY. — La Grande Encyclopédie. Articles : *Nain*, *Nanisme*, 1899.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES.

Bp, bois primaire; *Bs*, bois secondaire; *Ec*, écorce; *L*, liber; *Lp*, liber primaire; *Ls*, liber secondaire; *M*, moelle; *Z*, *p*, *m*, zone périmédullaire; *P*, péricycle; *G*, échantillon normal ou géant; *N*, échantillon nain.

PLANCHE I

Erigeron canadensis ; A. échantillon normal (réduction au 1/3); *a*, nain (proportion 2/1).

PLANCHE II

Erythræa ramosissima; A, échantillon normal; *a*, nain (grandeur naturelle).
Calamintha Acinos; B, échantillon normal; *b*, *b*, nains (grandeur naturelle).

PLANCHE III

Solanum nigrum. — Les figures 1 et 2 sont destinées à montrer l'absence de péricycle différencié chez le nain (*N*). Gross. : 215;
Papaver Rhæas (fig. 3 et 4). — Le calibre des vaisseaux du bois est réduit et les formations ligneuses secondaires font défaut chez le nain. Gross. : 215.
Rumex Acetosella (fig. 5 et 6). — Structures du faisceau médian du pétiole chez le géant, *G*; et le nain, *N*; on constate chez ce dernier l'absence de péricycle lignifié, l'absence des formations secondaires dans le bois, et de la lignification de l'arc périmédullaire. Gross. : 215.
Amarantus retroflexus (fig. 7 et 8). — Structure de l'épiderme supérieur du limbe, chez le géant, *G*, et le nain *N*; les longueurs respectives des feuilles sont de 110 millimètres et de 25 millimètres; les dimensions des cellules sont sensiblement les mêmes dans les deux cas. Gross. : 215.

PLANCHE IV

Erigeron canadensis. — La figure 1 représente la structure de la tige d'un géant; la figure 2, celle d'un échantillon très nain, et la figure 3 d'un échantillon nain. Enfin, la figure 4, qui est celle d'un échantillon jeune, nous montre sa grande ressemblance avec la précédente. Pour la figure 1, le gross. est 140, et pour les figures 2, 3, 4, gross. : 275.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LA RACINE ET LA TIGE DES CHÉNOPODIACÉES

Par M. G. FRON.

INTRODUCTION

Dans un travail déjà ancien, datant de l'année 1860, Regnault disait que l'anatomie des Chénopodiacées était à peu près connue (1). Malgré cela, le nombre des travaux, publiés depuis cette époque, sur les anomalies de structure que présentent les racines et les tiges de ces plantes est considérable, et beaucoup de points sont encore incomplètement éclaircis.

On est frappé, en effet, des différences qui s'observent dans ce groupe, quand on compare deux organes analogues dans des espèces voisines, ou simplement, dans une même espèce, les formations successives qui s'établissent dans la racine, par exemple, à celles qui se forment dans la tige. Bien des différences, à ce point de vue, n'ont pas été complètement mises en évidence.

Je me suis proposé d'étudier principalement la racine et la tige chez les Chénopodiacées, en les comparant l'une à

(1) Regnault, *Recherches sur l'anatomie de la tige des Cyclospermées* (Ann. Sc. nat., 1860).

l'autre, et de montrer quels sont les changements de structure qui se font dans l'axe hypocotylé.

Pour mener à bien un travail de ce genre, il me fallait avoir à ma disposition un grand nombre d'échantillons à des états différents de leur développement. Je me suis attaché de préférence à l'étude des espèces de la flore européenne, pouvant de la sorte me procurer des graines et suivre le développement dès la germination. Néanmoins je n'ai pas cru devoir me fixer sur des caractères anatomiques tirés de plantes ayant végété en dehors de leur station naturelle, et j'ai toujours vérifié mes résultats sur des échantillons récoltés dans l'habitat normal du végétal. Les conditions biologiques jouent en effet un grand rôle dans la structure de ces plantes, qui sont pour la plupart adaptées à des régions sèches ou à des terrains salants.

Le D[r] Paul Chéron, dans le but d'entreprendre un travail sur la famille des Chénopodiacées, avait réuni un certain nombre de matériaux d'études dont il avait commencé l'examen. Une mort prématurée l'a empêché d'utiliser ces documents. M[me] Chéron a bien voulu les mettre à ma disposition ; je suis heureux de lui adresser ici mes plus vifs remerciements.

Après avoir fait un historique rapide des travaux relatifs à l'anatomie des Chénopodiacées, je diviserai ce travail en trois parties :

Première partie. — Étude de la racine.

Deuxième partie. — Étude de la tige.

Troisième partie. — Étude du passage de la racine à la tige.

HISTORIQUE

Dès l'année 1840, Unger (1) a été frappé de la structure particulière de la tige des plantes appartenant au genre *Chenopodium*. Il a cherché, par des sections transversales

(1) Unger, *Ueber den Bau und das Wachsthum des Dikotyledonenstammes* (St-Pétersbourg, Acad. des Sc., 1840).

faites à diverses hauteurs dans la tige du *C. viride*, à déterminer la course longitudinale des faisceaux, et il a montré que, dans une tige âgée, des faisceaux libres se divisent et se multiplient au centre de la tige, alors qu'ils sont entourés postérieurement par une zone ligneuse uniforme.

Plus tard, Gernet (1) a étudié la structure de la tige et de la racine chez plusieurs espèces, et a signalé en particulier une apparence spiralée que prennent les formations vasculaires dans le *Salsola Kali*. Les recherches de Regnault (2) sur la tige des Cyclospermées commencent à en préciser la structure. Étudiant en particulier l'*Ambrina ambrosioides*, cet auteur a constaté que « en dedans du bois, existent tout autour de la moelle, et plongés dans son intérieur, 18 à 20 faisceaux fibro-vasculaires isolés de toute connexion directe avec le bois et offrant identiquement la même structure que les faisceaux intra-médullaires de l'*Amarantus* ». Nous verrons plus tard quels sont ces faisceaux et quelle est leur course longitudinale.

A partir de ce moment, l'anatomie végétale commence à être appliquée dans les recherches de classification, et, avec les travaux de Sanio (3), de Nægeli et de Leitgeb (4) sur la structure de la racine, je citerai le travail de Duval-Jouve (5), consacré à l'étude du genre *Salicornia*, dont il cherche à classer les espèces d'après les caractères anatomiques.

C'est à M. Van Tieghem (6) qu'il appartenait de préciser les caractères propres à chacune des parties de l'appareil végétatif. Dans son mémoire classique sur la *Symétrie de struc-*

(1) Gernet, *Notizen ueber den Bau des Holzkorpers einiger Chenopodiaceen* (Bull. Soc. Imp. des Sc. de Moscou, t. XXXII, 1859).

(2) Regnault, *Recherches sur l'anatomie de la tige des Cyclospermées* (Ann. Sc. nat., 1860).

(3) Sanio (Bot. Zeitung, 1863, p. 410).

(4) Nægeli et Leitgeb, *Entstehung und Wachsthum der Wurzeln* (Beit. z. Wissensch. Bot., 1868).

(5) Duval-Jouve, *Des Salicornia de l'Hérault* (Bull. de la Soc. de Bot., 1868).

(6) Van Tieghem, *Sym. de struct. des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat. Bot., 1870).

ture des végétaux, ce savant, tout en montrant l'importance anatomique de la région péricyclique, décrit la structure de la racine de Betterave, ainsi que celle de l'axe hypocotylé. Nous reviendrons longuement sur ce travail quand nous étudierons cette question.

Peu de temps après, M. Prillieux (1) définit exactement la zone appelée collet, en suivant, dans la Betterave, l'allongement des différentes parties de l'axe hypocotylé. Vers la même époque, de Bary (2) résume dans son *Traité d'anatomie* les connaissances acquises sur les Chénopodiacées et sur les familles voisines. Il insiste en particulier sur le remarquable travail de Finger (3) qui avait étudié antérieurement le développement du *Mirabilis Jalapa.*

Je passerai rapidement sur les travaux qui se succèdent alors de Bunge (4), Haberlandt (5), Solereder (6), Weiss (7), pour arriver aux deux mémoires, que nous aurons à citer fréquemment, de M. Morot (8) sur le péricycle, et de M. Hérail (9) sur la structure de la tige des Dicotylédones. Je ne puis être tout à fait de l'avis de M. Morot quand il réunit dans un même groupe, au point de vue de la structure de la racine, le *Chenopodium murale*, l'*Atriplex nitens* et le *Salsola Kali.* Nous verrons plus tard les différences qui existent entre chacune de ces plantes. En étudiant l'anatomie de la tige, je retrouve les divers cas que M. Hérail constate dans le mode d'établissement des assises génératrices successives d'origine péricyclique. Parfois elles se forment indépendamment de

(1) Prillieux, *Anatomie du collet de la Betterave* (Bull. de la Soc. de Bot., 1877).

(2) De Bary, *Vergleichende Anatomie* (Leipzig, 1877).

(3) Finger, *Anatomie et développement du Mirabilis Jalapa* (Bonn, 1873).

(4) Bunge, *Répartition géographique des Chénopodiacées* (Acad. des Sc. de St-Pétersbourg, 1880).

(5) Haberlandt, *Pflanzenanatomie* (Leipzig, 1884).

(6) Solereder, *Ueber den systematik Wert. des Holzstructur* (München, 1885).

(7) Weiss, *Das Markständige Bündelsystem einiger Dicotylen in seiner Beziehung zu den Blattspuren* (Bot. Centralbl., XV, 1883).

(8) Morot, *Recherches sur le péricycle* (Ann. Sc. nat. Bot., 1885).

(9) Hérail, *Étude de la tige des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 1885).

l'assise génératrice libéro-ligneuse normale; souvent elles se relient directement à elle. Après avoir étudié la course longitudinale des faisceaux primaires, j'aurai à insister sur ces diverses dispositions.

Le premier travail anatomique d'ensemble sur la famille des Chénopodiacées a été fait par M. Gheorghieff (1) en 1887. Beaucoup d'espèces y sont étudiées avec détail, mais surtout au point de vue de leurs caractères histologiques. Ces recherches ont presque exclusivement porté sur la tige et très peu sur la racine.

L'étude qui a été faite par M. Volkens (2), quelques années après, présente un intérêt tout à fait spécial. Cet auteur résume très complètement les travaux antérieurs et y ajoute beaucoup d'observations nouvelles, tant au point de vue biologique qu'au point de vue anatomique. M. Volkens rectifie en outre l'erreur commise par Regnault et répétée jusqu'alors au sujet de la structure de la tige du *Camphorosma monspeliacum,* qui présente comme les autres Chénopodiacées des formations libéro-ligneuses d'origine péricyclique.

Depuis ce travail, de nombreuses notes ou mémoires ont été publiés, tels que ceux de MM. Van den Berghe (3), van Tieghem (4), Schenck (5), sur lesquels j'aurai à revenir dans les différentes parties de cette étude.

Je ne veux pas terminer cet historique sans citer les recherches de Potebnia (6), de Vilbouchevitch (7), de Warming (8), etc., bien qu'elles soient dirigées vers un point de vue différent de celui auquel j'ai dû me limiter dans ce mémoire. Les

(1) Gheorghieff, *Beiträge z. vergl. Anatomie der Chenopodiaceen* (Bot. Centralbl., 1887).
(2) Volkens, in *Pflanzenfamilien* de Engler et Prantl (III, 1*a*, p. 36, 1893).
(3) Van den Berghe, *Constitution des graines et germination du Salicornia* (Bot. Centralbl., 1891).
(4) Van Tieghem, *Recherches sur les Thyméléacées* (Ann. des Sc. nat. Bot., t. XVII, 1893).
(5) Schenck, *Biologie und Anatomie der Lianen* (Iena, 1893).
(6) Potebnia, *Études sur les Halophytes de la Crimée* (1894).
(7) Vilbouchevitch, *Plantes des terrains salants* (Rev. Sc. nat. appliquées, 1893).
(8) Warming, *Halofyt Stud.*, in *K. Danske Vid. Selsk. Skr.* (1897).

travaux en question présentent un grand intérêt pour la connaissance de la biologie générale des Chénopodiacées. Ces différents auteurs, en effet, ont étudié les plantes des terrains salants; et, M. Warming en particulier, ils ont fait connaître d'intéressants détails de structure dans les organes végétatifs, surtout chez les *Salsola*, *Suæda*, *Obione*, organisés en vue d'un mode de vie tout spécial.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RACINE

L'accroissement en épaisseur de la racine des Chénopodiacées se produit par l'établissement plus ou moins précoce de formations libéro-ligneuses qui succèdent aux formations secondaires normales.

Et, comme ces formations affectent plusieurs dispositions différentes, j'ai été amené à diviser, à ce point de vue, les Chénopodiacées en deux grands groupes :

Dans le premier se trouvent les espèces où la *structure de la racine est symétrique* : les deux îlots libériens primaires alternent régulièrement avec les deux faisceaux ligneux. Les formations postérieures prennent une importance égale de chaque côté de la lame vasculaire.

Dans le second, la *structure de la racine est asymétrique* : les deux îlots libériens primaires, situés de chaque côté de la lame vasculaire formée par les deux faisceaux ligneux, ne sont pas rigoureusement égaux, surtout au point de vue du nombre des tubes criblés. Les formations postérieures s'établissent inégalement, plus développées sur un côté de la lame vasculaire que sur l'autre.

Un premier chapitre sera consacré à l'étude des différents cas qui se présentent dans chacun de ces deux groupes; un second montrera que la structure de la racine, symétrique ou asymétrique, est en relation étroite avec la constitution de la graine.

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE ANATOMIQUE DE LA RACINE

I. — La structure de la racine est symétrique.

A. — *L'accroissement de la racine se produit par des arcs générateurs libéro-ligneux peu étendus.* — J'ai rencontré cette disposition particulièrement dans les genres *Salicornia* et *Obione*.

SALICORNIA MACROSTACHYA Moric. — Une coupe transversale dans une région très jeune de racine de *Salicornia* présente au dessous de l'assise pilifère un parenchyme cortical constitué extérieurement par une ou deux assises de cellules légèrement comprimées, et plus intérieurement quatre à cinq assises de cellules disposées radialement, chaque série radiale étant séparée de ses voisines par de larges lacunes et aboutissant vers l'intérieur à une cellule endodermique (Pl. VI, fig. 3). Le péricycle dont les éléments alternent régulièrement avec ceux de l'endoderme est formé de cellules allongées radialement, surtout vers les deux pointes du bois primaire. Il est simple au début, mais se cloisonne tangentiellement dès que les deux faisceaux vasculaires primaires sont constitués.

Le péricycle forme ainsi deux séries de cellules : les externes qui, après s'être cloisonnées radialement pour suivre l'accroissement en diamètre, donneront l'assise subérophellodermique ; les internes qui se cloisonnent de suite tangentiellement et forment une assise génératrice complète dont nous allons suivre le fonctionnement.

A l'intérieur du péricycle se trouvent les deux faisceaux ligneux primaires réunis par leur centre, et, perpendiculairement à eux, les deux massifs libériens, séparés des premiers par quelques cellules seulement. Alors que le péricycle présente déjà de nombreux cloisonnements tangentiels, l'assise

génératrice libéro-ligneuse normale n'est pas encore formée (Pl. VI, fig. 3).

En outre, les cellules qui séparent le bois et le liber primaires, se comportent comme des cellules de métaxylème : les unes lignifient rapidement leurs parois, les autres se transforment en vaisseaux. L'assise génératrice normale ne peut donc pas fonctionner dans ce cas, et, dès lors, l'accroissement ultérieur de la racine est dû entièrement au fonctionnement de l'assise génératrice établie à la partie interne du péricycle.

Cette assise fournit un méristème bilatéral qui donne, vers l'intérieur du parenchyme ligneux, et, en certains points, des vaisseaux ; vers l'extérieur, des faisceaux libériens. Ces derniers correspondent en file radiale avec les vaisseaux formés à l'intérieur de l'assise génératrice, ou tout au moins sont situés sur une file radiale immédiatement voisine.

Sur les côtés des massifs libériens ainsi constitués, l'assise génératrice ne produit pas de parenchyme. En effet, considérons les figures 3 et 4 (Pl. V), qui représentent une portion de l'assise génératrice sur une racine âgée de *S. macrostachya* et d'*Obione portulacoïdes* ; nous voyons que, en dehors des points où se trouvent les cellules libériennes, les cloisonnements de l'assise génératrice (*ag*) sont directement en contact avec les cellules de phelloderme (*ph*). Cette assise n'a donc rien produit en ces points vers l'extérieur.

Dès qu'un faisceau libérien est formé, les cellules de l'assise génératrice qui lui ont donné naissance, cessent de fonctionner, tant par leur bord interne que par leur bord externe. Les cellules voisines, au contraire, continuent à se cloisonner, et arrivent à dépasser progressivement l'îlot libérien. D'autre part, l'assise externe du péricycle donne de très bonne heure des cellules phellodermiques. Celles qui sont au dos de l'îlot libérien se cloisonnent, et ces cloisonnements se disposent en continuité avec ceux de l'assise génératrice libéro-ligneuse, constituant ainsi une assise génératrice complète, en partie normale, en partie péricyclique.

Le schéma ci-contre (fig. 1) montre la disposition d'une racine âgée de *Salicornia macrostachya* Moric. Vers l'extérieur se trouvent le liège et le phelloderme produits par le fonctionnement de l'assise péridermique. Vers l'intérieur on voit les formations libéro-ligneuses qui comprennent :

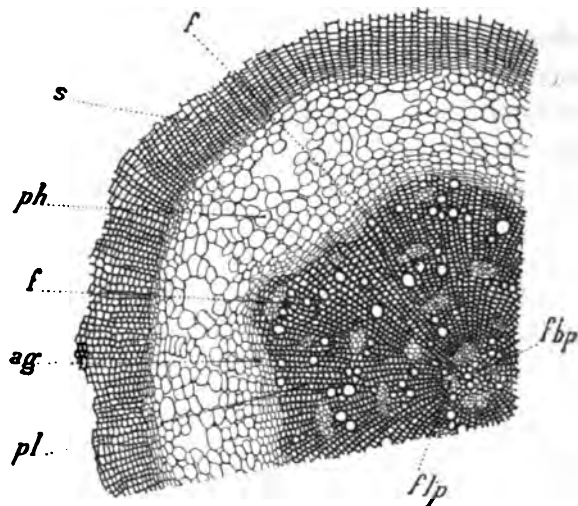


Fig. 1. — *Salicornia macrostachya* Moric. — Section transversale de la racine âgée. — *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau ligneux primaire; *pl*, parenchyme ligneux; *f*, faisceau libéro-ligneux; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *ph*, phelloderme; *s*, liège. — Gr = 120 d.

1° les formations péricycliques constituées par des faisceaux libéro-ligneux disposés assez régulièrement les uns dans les intervalles des autres et plongés dans un parenchyme lignifié; 2° plus intérieurement, les formations normales primaires et secondaires.

J'ai trouvé une structure analogue chez plusieurs espèces du genre *Salicornia* (*S. radicans* Smith, *S. fruticosa* L., etc.). J'ai figuré (Pl. VI, fig. 3) la structure de la racine jeune chez le *S. herbacea* L., qui se comporte de même, mais qui présente, à un autre point de vue, des différences sur lesquelles nous reviendrons.

Obione portulacoides Moq. — Dans le genre *Obione* l'ac-

croissement de la racine se produit de la même manière que dans le *Salicornia*, avec cette différence néanmoins que l'assise génératrice libéro-ligneuse normale fonctionne pendant quelque temps dans l'intérieur des faisceaux normaux avant l'établissement des cloisonnements péricycliques.

Les formations secondaires normales et celles qui sont d'origine péricyclique ont la même structure histologique. L'ensemble de tous les tissus d'origine secondaire diffère seulement en ce que, dans les formations péricycliques, les cellules de parenchyme sont plus abondantes, les vaisseaux étant localisés au voisinage et à l'intérieur des massifs libériens (1).

B. — *L'accroissement de la racine se produit par des arcs générateurs très étendus.* — Étudions la structure de la racine chez l'*Atriplex crassifolia* et le *Chenopodium album*.

ATRIPLEX CRASSIFOLIA Moq. — Le cylindre central de la racine, lors de la structure primaire, offre comme dans les cas précédents deux faisceaux libériens et deux faisceaux ligneux. La différenciation des éléments libériens et ligneux se fait de très bonne heure et une coupe transversale vers le sommet de la racine présente la disposition suivante (Pl. V, fig. 1).

Au-dessous de deux ou trois assises de cellules petites et en voie d'exfoliation appartenant à la coiffe (*c*), se trouve l'assise pilifère, qui n'est d'ailleurs que l'assise la plus interne de la coiffe.

Le parenchyme cortical présente six assises de cellules déterminant sur tout le pourtour du cylindre central une épaisseur égale.

L'endoderme, formé de cellules plus petites et plus régulières que les autres cellules de l'écorce, offre, à ce

(1) Dans les genres *Salicornia* et *Obione*, j'ai eu fréquemment l'occasion d'observer, chez des radicelles d'un ordre élevé, la présence de trois faisceaux ligneux primaires et de trois faisceaux libériens, au lieu de deux seulement, comme cela est la loi habituelle dans les racines des plantes de cette famille.

moment, un épaississement très marqué de ses membranes latérales et est riche en amidon.

Dans le cylindre central, au-dessous d'un péricycle simple, les faisceaux libériens et ligneux sont disposés symétriquement deux à deux. Entre les premiers tubes criblés qui se différencient dans l'assise sous-péricyclique et la lame vasculaire centrale se trouvent cinq à six assises de cellules. Parmi elles, les plus externes donneront naissance à l'assise génératrice libéro-ligneuse normale qui commence à fonctionner à la partie interne de chaque massif libérien primaire, les autres, plus près du centre, sont des cellules de métaxylème qui ne tardent pas à se lignifier en donnant quelques vaisseaux réticulés et des cellules de parenchyme ligneux (Pl. V, fig. 2). Puis l'assise génératrice normale se complète par des cloisonnements produits dans le péricycle au dos des faisceaux ligneux primaires.

L'activité de cette assise n'est pas égale en ses divers points, et cesse plus tôt à l'intérieur des îlots libériens qu'à l'extérieur des faisceaux ligneux. En effet, lorsque la racine est plus âgée, il n'y a, sur un rayon passant par l'îlot libérien, que sept à huit cellules entre l'assise génératrice et la lame vasculaire, alors que, au début, il y en avait déjà cinq à six, comme nous l'avons dit plus haut. Il y a donc, dans chaque file radiale, deux ou trois cellules seulement qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice en ce point.

Vers les deux pointes du bois primaire, il y a, au même moment, huit ou neuf cellules dans chaque file radiale, et toutes sont issues du fonctionnement de la même assise génératrice. Donc, en ces deux dernières régions, l'assise génératrice a fonctionné plus activement qu'à la partie interne des massifs libériens primaires.

Il en résulte un fractionnement de cette assise séparant les régions formées à l'intérieur des îlots libériens primaires de celles qui ont pris naissance vers les deux pointes vasculaires, les premières demeurant plus près du centre que les secondes.

En même temps, des arcs d'origine péricyclique se produisent, régulièrement opposés deux à deux et sur deux plans perpendiculaires entre eux. Les deux premiers arcs formés, extérieurs à chacun des îlots libériens primaires, se trouvent presque à la même distance du centre que les arcs normaux constitués vers les deux pointes vasculaires.

Désignons par N_1, N_2, N_3, N_4, les quatre arcs de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale, les arcs N_1 et N_2 étant ceux qui se trouvent compris entre le bois et le liber primaires, les arcs N_3 et N_4, ceux qui se trouvent vers les deux pointes du bois, et par A_1, A_2, A_3, etc., les arcs générateurs péricycliques qui s'établissent successivement (fig. 2). Les

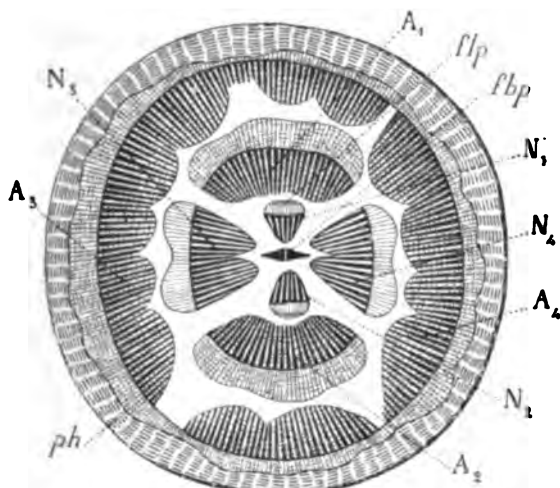


Fig. 2. — *Atriplex crassifolia* Moq. — Section transversale de la racine, montrant la disposition des arcs successifs libéro-ligneux. — *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau ligneux primaire; N_1, N_2, N_3, N_4, formations libéro-ligneuses secondaires normales. A_1, A_2, A_3, arcs générateurs successifs d'origine péricyclique; *ph*, phelloderme.

arcs N_1 et N_2 demeurent très réduits, tandis que N_3 et N_4 prennent un grand développement radial; parfois même, ls se divisent par un large rayon médullaire situé dans le prolongement du plan vasculaire primaire.

Les arcs A_1 et A_2 forment avec les arcs N_3 et N_4 un premier cercle libéro-ligneux.

D'autres arcs péricycliques s'établissent extérieurement aux précédents; en sorte que, plus tard, la racine présente, au centre, les deux faisceaux N_1 et N_2 rapprochés de la lame vasculaire primaire, et, extérieurement, des cercles successifs formés par des arcs générateurs de degrés différents.

L'assise subéro-phellogène fonctionne de bonne heure à la périphérie du péricycle; elle isole, vers l'extérieur, tout le parenchyme cortical en produisant très peu de cellules subéreuses, mais en donnant, vers l'intérieur, un phelloderme abondant (*ph*), dans lequel viennent bientôt se former les arcs générateurs libéro-ligneux.

Chenopodium album L. — Les formations primaires de la racine offrent une disposition analogue à celle de l'*Atriplex crassifolia*; mais le diamètre du cylindre central est plus réduit; la lame vasculaire primaire n'est séparée de chaque îlot libérien que par deux assises de cellules. Lorsque l'assise génératrice normale cesse de fonctionner dans les arcs N_1 et N_2 (fig. 2), il n'y a, en ce point, que quatre assises de cellules, et par suite, trois seulement provenant du fonctionnement du bord interne de l'assise génératrice. Pendant ce temps, les arcs N_3 et N_4, établis dans le péricycle, se sont développés bien davantage et ont produit, par leur région interne, des files radiales de quinze cellules environ. Il en résulte que, comme dans le cas précédent, les arcs générateurs N_1 et N_2 restent isolés vers le centre, tandis que les arcs N_3, N_4, A_1 et A_2 se relient en une assise presque continue, donnant un aspect analogue à celui de la figure 2.

Rhagodia hastata R. Brown. — J'ai étudié dans le genre *Rhagodia* la structure de la racine chez le *R. hastata* et le *R. lanceolata*. Des échantillons m'ont été communiqués par M. Le Testu, et des graines m'ont été fournies par le Directeur du jardin botanique de Valence. La structure de la racine dans ces deux espèces est analogue à ce que nous venons de voir; néanmoins les arcs N_3 et N_4, tout en s'isolant

de N_1 et de N_2, ne viennent pas sur le cercle passant par A_1 et A_2 ; ils restent un peu intérieurs à ces derniers. Les arcs postérieurs s'établissent successivement dans le phelloderme produit par l'assise péridermique immédiatement à l'intérieur des fibres péricycliques, sans qu'il y ait lieu d'insister sur leur mode de formation.

C. — *L'accroissement de la racine se fait par des cercles générateurs successifs.* — Cette structure est commune à beaucoup d'espèces de la famille des Chénopodiacées. Néanmoins, elle ne nous retiendra pas longtemps, car elle est représentée d'une manière caractéristique par la racine de Betterave, dont l'anatomie est connue. M. van Tieghem, en effet, dans son travail sur la *Symétrie de structure des plantes vasculaires* (1), s'étend longuement sur la racine de Betterave. Il en décrit la structure de la manière suivante : « Une section à travers l'extrémité amincie du pivot de la Betterave, épaisse de deux à quatre millimètres, montre le premier état des formations secondaires. Au centre on voit la petite lame vasculaire unisériée. Vers la périphérie se trouve rejetée la membrane protectrice qui s'était élargie en divisant ses cellules par des cloisons non plissées. En dehors de cette membrane le parenchyme cortical primitif recouvre le pivot rouge d'une pellicule blanchâtre.

« Sur le diamètre perpendiculaire à la lame, l'arc générateur qui borde le groupe libérien primitif a produit de chaque côté un large faisceau secondaire double, dont la partie interne, ligneuse, se compose de larges vaisseaux rayés... et la partie externe, libérienne, d'éléments étroits... Entre le bord interne du faisceau secondaire et la lame primitive, on voit quelques cellules conjonctives qui se sont élargies horizontalement et divisées, de sorte que la lame est nettement isolée des deux faisceaux.

(1) Van Tieghem, *Symétrie de structure des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 1870, p. 237).

« ..... Entre le bord externe du faisceau secondaire, occupé en son milieu par le groupe libérien primitif et la membrane protectrice, il y a maintenant une couche épaisse de cellules larges et courtes, à paroi mince, disposées sur les coupes longitudinales en séries horizontales, et sur les coupes transversales sans ordre appréciable, remplies d'un liquide rouge sucré, et se multipliant continuellement dans le sens de l'épaisseur par de nouvelles cloisons longitudinales. Cette couche de parenchyme secondaire est issue tout entière de la segmentation des cellules de la membrane rhizogène primitive.

« Cette membrane a donné naissance à une couche génératrice dont le jeu est double : sur sa face interne, et de dedans en dehors, elle produit le parenchyme cortical rouge ; sur sa face externe, et de dehors en dedans, elle forme une couche subéreuse dont les cellules tabulaires à paroi mince et douée de reflets irisés sont disposées à la fois en séries radiales et en cercles concentriques. Cette couche subéreuse occupe la périphérie de la racine après l'exfoliation du parenchyme primitif et de la membrane protectrice... Plus haut, ou plus tard, quand le pivot atteint 5 millimètres environ, on voit apparaître dans le parenchyme cortical secondaire des places arrondies où les cellules incolores sont beaucoup plus étroites et en voie de division ou de transformation. Il s'y développe bientôt des vaisseaux rayés au bord interne et des éléments libériens au bord externe, et l'on voit de nouveaux faisceaux libéro-ligneux en dehors des premiers faisceaux secondaires et des groupes libériens primitifs... Il se constitue bientôt un cercle de faisceaux nouveaux en dehors des deux faisceaux principaux...

« Plus haut encore, quand le diamètre du pivot arrive à dépasser 15 millimètres environ, on voit... un nouveau cercle de faisceaux libéro-vasculaires plus petits et plus nombreux apparaître en dehors du second...

« ... C'est ainsi qu'après une année de végétation, le

pivot de la Betterave se trouve avoir développé entre la lame vasculaire primordiale... et sa membrane protectrice primitive... six ou sept cercles de faisceaux surnuméraires séparés entre eux par le parenchyme où ils sont nés et qui provient tout entier de la partition interne et centrifuge des cellules de la membrane rhizogène. »

Cette description s'applique aux diverses espèces du genre *Beta*. Chez toutes, l'accroissement en diamètre se produit de la même manière : les seules différences portent sur la quantité de parenchyme produit par chaque cercle successif, et sur la proportion des réserves nutritives qui s'accumulent en cette région.

Spinacia. — Dans le genre *Spinacia*, le nombre des assises de cellules qui se trouvent, durant la formation primaire, entre chacun des massifs libériens et la lame vasculaire,est beaucoup plus considérable que dans les cas précédents.

L'assise génératrice libéro-ligneuse normale s'établit dans la couche la plus externe, tandis que les cellules internes se transforment, les unes en vaisseaux, les autres en cellules de parenchyme ligneux ; de telle sorte que, plus tard, ces cellules de métaxylème se distinguent difficilement des formations secondaires. Quant au péricycle, d'abord simple, il se cloisonne tangentiellement sur tout son pourtour, en donnant, par sa partie interne un premier cercle générateur, et par sa partie externe l'assise subéro-phellodermique. Les cercles générateurs anormaux se succèdent de plus en plus extérieurement dans le phelloderme, de la même manière que dans la racine de Betterave.

Il en est de même dans les genres *Blitum* et *Roubieva*, ainsi que chez un certain nombre de *Chenopodium* (*C. Bonus-Henricus*, *C. ambrosioides*, *C. fœtidum*, etc.).

Chez le *C. murale* et le *C. rubrum*, les premiers tubes criblés apparaissent alors que la racine ne possède que 250 à 300 μ de diamètre environ. D'autres ne tardent pas à

se former à gauche et à droite de ceux déjà établis, pendant que, sur le diamètre perpendiculaire à celui qui unit les deux premiers tubes criblés, apparaissent les premiers vaisseaux ligneux. Un peu plus tard, quand la lame vasculaire est constituée, il n'y a, entre cette dernière et chacun des îlots libériens primaires, que deux assises de cellules. La plus interne se lignifie, tandis que celle qui est appliquée contre le liber donne l'assise génératrice. Cette assise fonc-

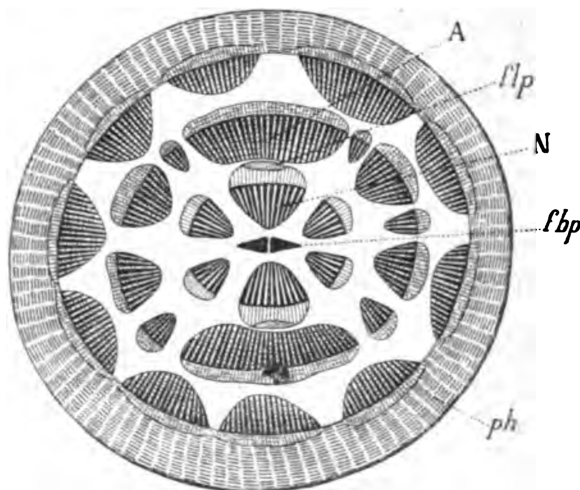


Fig. 3. — *Chenopodium murale* L. — Section transversale de la racine, montrant la disposition des cercles successifs libéro-ligneux. — Mêmes lettres que dans la figure précédente.

tionne de suite très activement, en passant dans le péricycle, à l'extérieur des deux pointes vasculaires. Les cercles générateurs d'origine péricyclique se produisent ensuite de la même manière que dans les cas précédents, en donnant des faisceaux libéro-ligneux et un parenchyme qui se lignifie davantage que dans les autres exemples étudiés.

J'ai représenté par un schéma (fig. 3) l'ensemble des formations libéro-ligneuses dans une racine de ce groupe. Au centre se trouvent les deux faisceaux ligneux primaires formant une lame vasculaire (*fbp*) entourée par les formations

secondaires libéro-ligneuses normales (N). Extérieurement à ces dernières se trouvent les cercles libéro-ligneux successifs, tels que A, limités au dehors par l'assise péridermique (*ph*).

Dans les *Corispermum*, les *Kochia* et les *Camphorosma*, les formations secondaires normales atteignent un grand développement avant l'établissement des formations péricycliques. M. Gheorghieff (1) a étudié cette disposition chez les *Kochia scoparia* Schrad. et *prostrata* Schrad. Chez le *Camphorosma monspeliacum* les formations normales constituent au centre une région ligneuse d'une grande résistance. Avant que l'assise génératrice ait cessé de fonctionner, apparaissent, extérieurement aux massifs libériens primaires, deux arcs d'origine péricyclique. Ces deux arcs fonctionnent isolément pendant quelque temps, et bientôt d'autres se constituent autour de ceux déjà formés, établissant extérieurement aux formations normales un cercle générateur complet d'origine péricyclique. Ce cercle ne produit pas un anneau libéro-ligneux continu, mais un grand nombre de faisceaux, séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires parenchymateux, tandis que les tissus normaux ont des rayons médullaires très réduits.

II. — La structure de la racine est asymétrique.

Cette structure est caractérisée par un développement inégal des formations libéro-ligneuses successives de chaque côté des deux faisceaux ligneux primaires. Ces faisceaux présentent déjà dans leur ensemble une légère dissymétrie ; ils ne sont pas exactement sur le prolongement l'un de l'autre. Leur inégalité a pour effet de donner, en section transversale à l'ensemble des formations libéro-ligneuses, une apparence spiralée toute particulière.

(1) Gheorghieff, *loc. cit.*, p. 214.

Plusieurs auteurs ont déjà signalé cette disposition, en particulier de Bary (1) dans son *Traité d'anatomie*, mais il constate seulement le fait chez quelques espèces sans chercher à l'expliquer.

J'ai trouvé cette structure chez toutes les plantes que j'ai pu étudier dans le groupe des Spirolobées de Moquin-Tandon, ainsi que chez quelques Cyclolobées.

Dans chacun de ces groupes il existe des dispositions rappelant les deux premiers cas que nous avons distingués dans la structure symétrique de la racine.

Mais c'est lorsque les arcs générateurs successifs sont étendus que la structure spiralée est particulièrement nette et facile à expliquer. C'est donc ce cas que j'étudierai d'abord. Il ne peut être question naturellement dans ce chapitre de plantes chez lesquelles l'accroissement se produirait par des cercles générateurs concentriques, comme celles décrites dans le chapitre précédent, car la structure de la racine serait alors forcément symétrique.

A. — *Les arcs générateurs sont très étendus.*

Genre salsola. — Le genre *Salsola* appartient au groupe des Spirolobées de Moquin-Tandon. Je prends comme exemple la racine du *S. Kali* L., parce que j'ai pu aisément obtenir dans cette espèce des germinations à tous les stades du développement.

Une section transversale de la racine, à 2 millimètres environ du sommet, présente, comme nous l'avons vu dans l'*Atriplex crassifolia*, l'assise pilifère encore recouverte par deux ou trois assises de cellules appartenant à la coiffe et en voie d'exfoliation. A l'intérieur de l'assise pilifère se trouvent quatre à cinq assises de cellules du parenchyme cortical, la plus interne étant l'endoderme, riche en amidon (Pl. VII, fig. 1). Le cylindre central se reconnaît surtout à l'alternance assez

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 610 et suiv.

régulière des cellules péricycliques avec celles de l'endoderme.

Suivons la différenciation des deux premiers tubes criblés et des premiers vaisseaux ligneux. Au sommet de la racine, le cylindre central présente des cellules polygonales régulières. Mais bientôt, en deux points qui ne sont pas tout à fait diamétralement opposés, se différencient deux cellules qui donneront naissance aux deux premiers tubes criblés. Les cloisonnements qui déterminent ces derniers présentent beaucoup d'analogie avec ce que M. Chauveaud a établi récemment en étudiant le liber primaire des Monocotylédones (1).

Chaque tube criblé apparaît en effet de la manière suivante : une cellule sous-péricyclique se divise par une cloison radiale, et, tandis que l'une des cellules provenant de ce cloisonnement (Pl. VII, fig. 1, *a*) ne se modifie que légèrement, l'autre se divise tangentiellement en deux cellules, dont la plus externe, *t*, de forme pentagonale, donnera le premier tube criblé, et la seconde, *a'*, la cellule sœur.

Le plus souvent les choses ne restent pas à cet état : la cellule, *t*, isole par une cloison oblique une nouvelle cellule annexe *a''*, avant de produire elle-même le tube criblé *t*, (Pl. VII, fig. 2).

Ce mode de formation se rapproche beaucoup de celui que M. Chauveaud a indiqué pour le *Sparganium simplex* et le *Schœnus nigricans*. D'après nos observations, il semble être général dans la famille des Chénopodiacées. Je l'ai retrouvé dans les différents exemples que j'ai étudiés.

Tandis que ce premier tube criblé, *t*, se développe dans une cellule sous-péricyclique, un deuxième tube criblé, *t'*, prend naissance en un point presque diamétralement opposé et de la même manière.

Peu de temps après la différenciation de ces deux premiers tubes criblés, apparaissent les deux premiers vaisseaux ligneux *f* et *f'*. Déjà à ce moment, on peut constater que

(1) Chauveaud, *Mode de formation des tubes criblés* (Ann. Sc. nat., 1896).

les deux tubes criblés ne sont pas situés exactement sur le diamètre perpendiculaire à celui qui passe par les deux premiers vaisseaux, mais sont un peu plus rapprochés de l'un des vaisseaux que de l'autre.

L'écart est encore très faible, il est vrai, mais sur des éléments à cet état, une différence de une ou deux cellules peut produire postérieurement de grandes modifications.

Un peu plus tard, d'autres tubes criblés s'établissent autour des deux premiers. Mais ils ne se forment pas aussi rapidement d'un côté que de l'autre. Nous voyons, dans la figure 2 (Pl. VII) que l'un des deux massifs libériens *fl'p*, contient plus de tubes criblés que le massif *flp*. En outre, dès ce moment, *fl'p* s'allonge tangentiellement plus que *flp*. La figure 3 montre le même phénomène un peu plus accentué, avec les premiers cloisonnements de l'assise génératrice libéro-ligneuse, qui commencent à s'établir. Ces cloisonnements, au lieu de se former à la partie interne de chaque îlot libérien, s'établissent d'abord du côté du faisceau *fbp* pour se prolonger dans la suite vers l'autre faisceau *fb'p*. Ils apparaissent, en même temps, plus nombreux vers *fl'p* que vers *flp*.

Bientôt, le péricycle se cloisonne tangentiellement, et l'endoderme qui a subérisé ses membranes ne tarde pas à exfolier tout le parenchyme cortical.

Sur une racine plus âgée (Pl. VII, fig. 4), nous voyons en coupe transversale que : 1° l'îlot libérien *fl'p* est plus développé que l'îlot *flp* ; 2° les deux faisceaux ligneux primaires maintenant complètement lignifiés ne sont pas exactement dans le prolongement l'un de l'autre, comme nous l'avons trouvé dans l'*Atriplex crassifolia* (Pl. V, fig. 2), mais un peu courbés en arc vers le massif libérien le plus petit *flp* (Pl. VII, fig. 4) ; 3° le bois secondaire normal est déjà plus développé du côté du liber *fl'p* que du côté de *flp*.

Reprenons les désignations que nous avons employées déjà quand nous avons étudié la structure de la racine chez l'*A. crassifolia*, et désignons par N_1, N_2, N_3, N_4, les quatre arcs de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale. Nous

voyons que l'arc N_1 est moins développé que l'arc N_2 (fig. 4, I). Les arcs N_3 et N_4 au début ne présentent pas une grande inégalité, mais plus tard, l'arc N_4 se développe plus que N_3

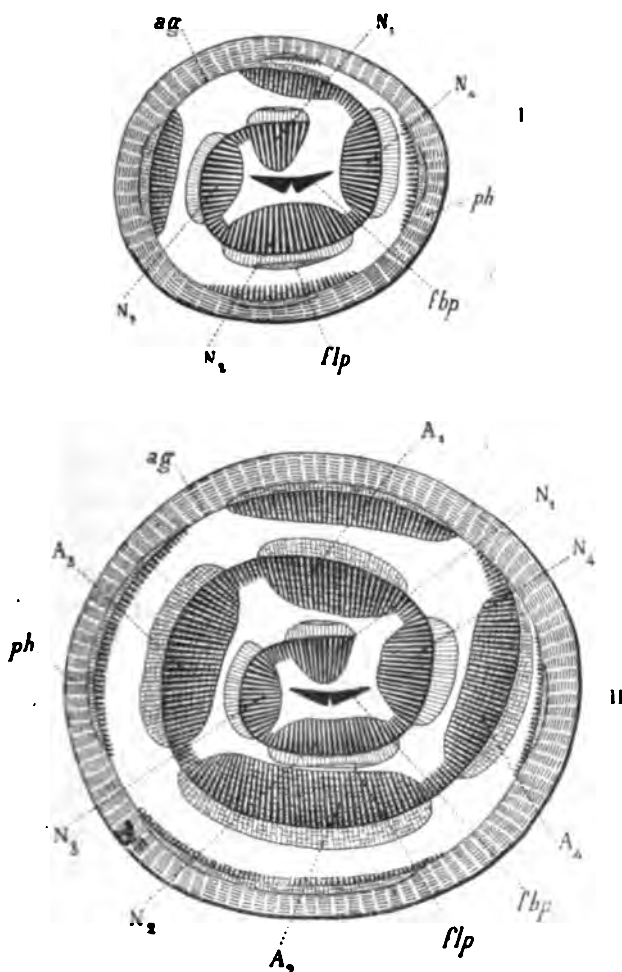


Fig. 4. — *Salsoli Kali* L. — Section transversale de la racine à deux états différents. — Mêmes lettres que dans la figure 2.

(fig. 4, II). Tandis que N_3 reste presque sur le prolongement des arcs N_1 et N_2, l'arc N_4 s'écarte bientôt, par une de ses extrémités de N_1, qui est très réduit, tout en restant en

contact avec N_2, beaucoup plus allongé tangentiellement.

Pendant que ces formations s'établissent dans l'assise génératrice libéro-ligneuse normale, le péricycle donne naissance à des arcs générateurs anormaux que je désignerai encore par A_1 A_2... etc. Parmi les quatre premiers arcs ainsi constitués, les arcs A_1 et A_3 extérieurs à N_1 et N_3 prennent moins de développement que chacun des arcs A_2 et A_4 extérieurs aux arcs normaux les plus grands N_2 et N_4. Il en résulte que l'arc A_1 se trouve presque sur le prolongement de l'extrémité libre de N_4 d'un côté, tandis qu'il reste en relation avec A_3 de l'autre. L'arc A_2, beaucoup plus étendu, se trouve sur le prolongement de A_3 d'un côté, de A_4 de l'autre (fig. 4, II). L'ensemble des formations libéro-ligneuses normales et anormales prend alors l'apparence d'une spirale formée par la suite des arcs N_1 N_3 N_2 N_4 A_1 A_3 A_2 A_4, qui se continue à mesure que de nouvelles formations s'établissent.

Il arrive parfois que, au lieu d'avoir l'apparence d'une spirale simple on ait celle de deux spirales emboîtées l'une dans l'autre, et formées alors, la première par les arcs N_1 N_3 A_2 A_4, la seconde par N_2 N_4 A_1 A_3. Cette disposition est particulièment constante vers le haut de la racine, et à la base de l'axe hypocotylé (Pl. X, fig. 5).

Chez d'autres espèces, telles que le *S. collina* Moq., le *S. vermiculata* L., le *S. Soda* L. la structure de la racine est tout à fait analogue. Dans cette dernière espèce, en particulier, l'apparence spiralée des formations successives donne à l'ensemble de la coupe transversale un aspect tout à fait spécial.

Parmi les Cyclolobées j'ai retrouvé cette disposition chez plusieurs espèces. Voyons ce qui se passe en particulier chez l'*Atriplex hastata*.

Suivons le développement de la racine depuis le début des formations primaires. Vers le sommet de la racine, une coupe transversale montre encore que les premiers tubes criblés sont plus développés d'un côté que de l'autre de

chacun des massifs vasculaires primaires (Pl. VI, fig. 1) et que l'un des massifs libériens, *fl'p*, est plus allongé tangentiellement et plus développé que le massif libérien *flp*. Plus tard cette asymétrie s'accentue : le faisceau libérien *fl'p* continue à s'étendre tangentiellement beaucoup plus que l'autre ; en outre, les premiers cloisonnements de l'assise génératrice normale, au lieu de s'établir exactement à l'intérieur de chacun des îlots libériens, s'établissent un peu sur le côté tourné vers le faisceau *fbp*.

A partir de ce moment, l'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement de l'assise génératrice normale et des cloisonnements établis dans le péricycle. L'assise génératrice normale fonctionne peu de temps dans les arcs N_1 et N_2, mais elle continue plus longtemps dans les arcs N_3 et N_4 (Pl. VI, fig. 2), qui ont d'ailleurs un développement inégal. Bientôt, tandis que l'arc générateur N_3, moins développé, reste en relation avec N_1 et N_2, l'arc N_4 s'isole de N_1 et se trouve sur le prolongement de A_1 par une de ses extrémités, tout en restant en relation de l'autre côté, avec N_2 (Pl. VI, fig. 2). L'assise génératrice passe donc dans les arcs N_1, N_3, N_2, N_4, puis A_1. Le phénomène s'accentue à mesure que de nouveaux arcs s'établissent, et la coupe transversale d'une racine âgée offre identiquement la même structure que celle du *Salsola Kali* (fig. 4).

J'ai constaté cette disposition chez l'*A. hortensis*, l'*A. rosea*, l'*A. tornabeni*, l'*A. Halimus*, l'*A. nitens*, ainsi que chez quelques *Chenopodium*, en particulier le *C. opulifolium*.

B. — *Les arcs générateurs sont très étroits.* — Comme je l'ai dit précédemment, l'asymétrie qui se manifeste dans ce cas paraît moins accentuée que dans les exemples précédents. Cela tient à ce que les formations secondaires normales prennent peu de développement et à ce que les formations d'origine péricyclique produisent des faisceaux libéro-ligneux très réduits, plongés dans un parenchyme ligneux centrifuge

abondant. Dès lors, les faisceaux, au lieu d'avoir leurs extrémités, comme dans les cas précédents, rapprochées les unes des autres, se trouvent isolés, de telle sorte que la structure asymétrique et la disposition en spirale sont moins faciles à reconnaître.

Dans le groupe des Cyclolobées, les genres *Salicornia* et *Obione* rentrent dans cette catégorie.

Salicornia herbacea L. — Une section transversale vers le sommet de la racine du *S. herbacea* (Pl. VI, fig. 3) montre que, durant les premiers cloisonnements péricycliques, la lame vasculaire primaire n'est pas disposée rigoureusement au centre du cylindre central. Vers l'un des deux massifs libériens, *flp*, les cellules de métaxylème ont un diamètre plus réduit et sont moins nombreuses que vers l'autre, *fl'p*. Cette asymétrie, qui se manifeste peu à ce moment, s'accentue dans la suite, comme nous l'avons vu en détail dans les exemples précédents.

Il en est de même dans les *S. Emerici* et *fruticosa*.

Obione pedonculata Moq. — Le genre *Obione* offre un exemple analogue. Chez l'*O. pedunculata* en effet, le développement est inégal dès le début des formations primaires, et plus tard, on trouve la même structure que chez le *Salicornia herbacea*.

Parmi les Spirobolées, les espèces de plusieurs genres (*Suæda*, *Haloxylon*, etc.) possèdent un accroissement en épaisseur produit par des arcs péricycliques très étroits. Dans tous les exemples que j'ai étudiés, j'ai constaté la même disposition : j'ai suivi le développement de la racine chez le *Suæda maritima* D. et chez le *S. altissima* Pall. J'ai obtenu des résultats analogues à ceux que j'ai figurés pour le *Salsola Kali* (Pl. VII, fig. 1-2-3). Il en est de même pour le *Suæda fruticosa* Forsk., ainsi que pour les genres *Haloxylon* et *Anabasis*.

Il me semble inutile de multiplier davantage ces exemples; il nous faut maintenant rechercher quelles peuvent être l'origine et la cause de cette asymétrie : c'est ce qui fera l'objet du second chapitre.

CHAPITRE SECOND

RAPPORT ENTRE LA STRUCTURE ANATOMIQUE DE LA RACINE ET LA DISPOSITION DE L'EMBRYON DANS LA GRAINE.

Nous venons de voir que la racine, chez les Chénopodiacées, présente parfois une asymétrie de structure. En suivant le développement des formations primaires, nous avons constaté que, dès le début, cette asymétrie se manifeste. Il était donc naturel de penser que la cause initiale devait être antérieure aux premiers développements de la racine.

J'ai été amené de la sorte à faire l'étude anatomique de la graine.

On sait que, chez les Chénopodiacées, l'embryon est enroulé autour d'un albumen farineux. Moquin-Tandon (1), dans le Prodrome de de Candolle, a divisé les Chénopodiacées en deux sous-ordres d'après les caractères de l'embryon :

1° L'ordre des *Cyclolobées* qui présentent un embryon enroulé autour de l'albumen ;

2° L'ordre des *Spirolobées*, chez lesquels l'embryon est enroulé en spirale.

Cette division a été maintenue par Eichler (2), et avec restriction, par M. Volkens (3) qui la considère comme pratique, mais non comme naturelle.

Au point de vue de la racine, nous avons vu que les Spirolobées ont une structure dissymétrique, mais que certaines Cyclolobées en présentent une semblable.

(1) Moquin-Tandon, *Prodrome de de Candolle*, 1849.
(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, 1875-1878.
(3) Volkens, *loc. cit.*, p. 52.

A. — **Cyclolobées.** — Dans le groupe des Cyclolobées, l'embryon dans la graine présente deux dispositions :

Chez l'*Atriplex hastata*, l'*A. nitens*, le *Chenopodium opulifolium*, etc., l'embryon forme un cercle complet, de

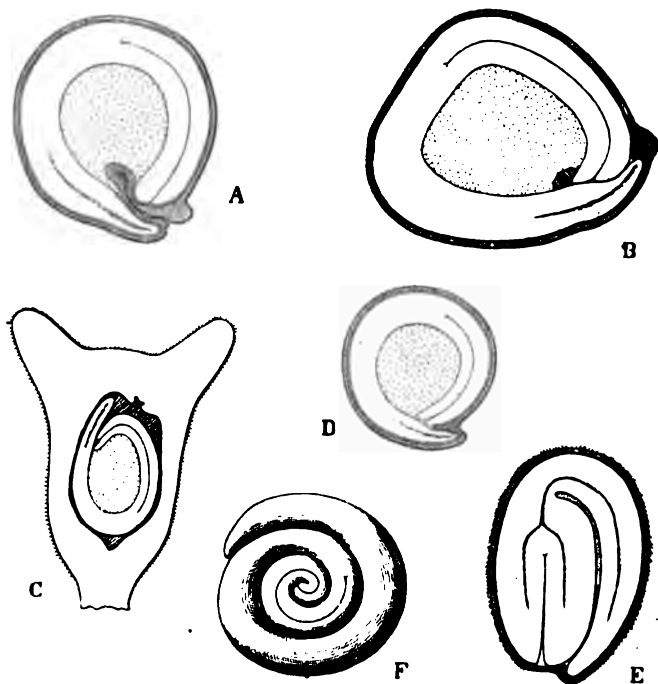


Fig. 5. — Sections longitudinales médianes dans les graines montrant la disposition de l'embryon. — A, *Atriplex hastata* L.; B, *A. hortensis* L.; C, *Obione pedunculata* Moq.; D, *Chenopodium opulifolium* Schrad.; E, *Salicornia herbacea* L. (d'après Van den Berghe) ; F, *Salsola Soda* L., l'embryon étant dégagé du tégument de la graine.

telle sorte que le sommet des cotylédons s'applique exactement sur l'extrémité de la radicule (fig. 5).

Dans les genres *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, de même que chez l'*Atriplex crassifolia*, le *Chenopodium rubrum*, etc., le sommet des cotylédons ne se trouve pas, dans la graine mûre, au contact de l'extrémité de la radicule (fig. 6). C'est d'ailleurs ce que Moquin-Tandon a entrevu en disant que l'embryon est *annulaire*, ou *presque annulaire*.

Étudions en détail ce qui existe chez l'*Atriplex hastata*, par exemple : la graine de cette plante, disposée verticalement dans le fruit, présente en section longitudinale, un embryon

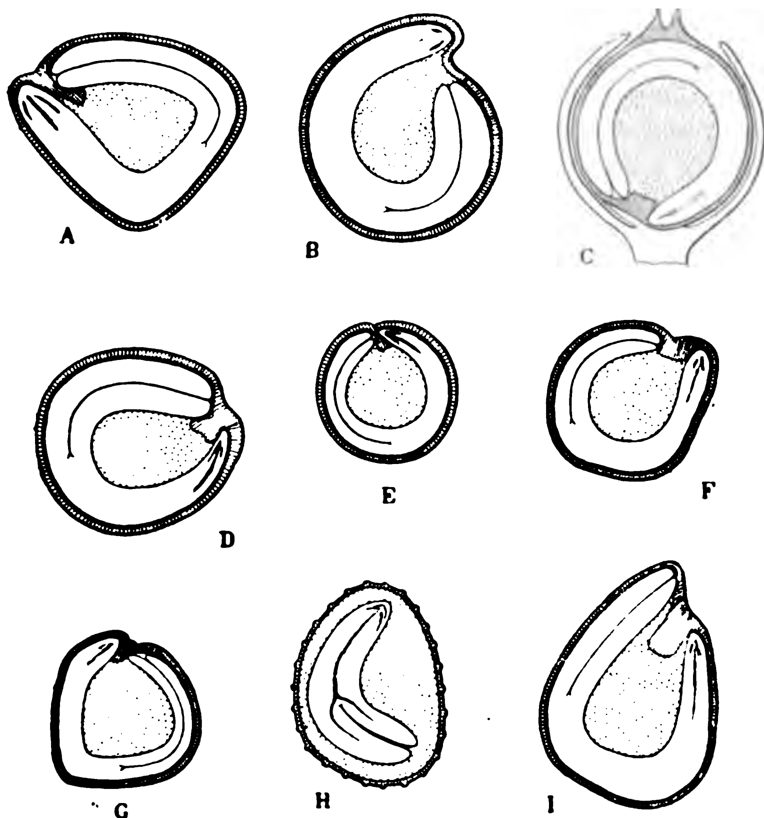


Fig. 6. — Sections longitudinales médianes dans les graines, montrant la disposition de l'embryon. — A, *Atriplex crassifolia* Moq.; B, *Beta vulgaris* L. (d'après Volkens); C, *Chenopodium Bonus-Henricus* L. (d'après Volkens); D, *C. rubrum* L.; E, *C. murale* L.; F, *Blitum virgatum* L.; G, *Obione portulacoides* Moq.; H, *Salicornia macrostachya* Moric.; I, *Kochia scoparia* Schrad.

entourant complètement l'albumen ; le sommet des cotylédons vient s'appliquer sur la radicule en écrasant un repli du tégument de la graine (fig. 5, A). Cet exemple rentre donc dans le premier cas que nous venons d'établir. Durant son développement, l'embryon fixé au suspenseur par la radi-

cule, se recourbe progressivement tout autour de l'albumen, les cotylédons n'absorbant au fur et à mesure de leur développement qu'une faible quantité de la provision nutritive qu'ils entourent. Le sommet des cotylédons vient bientôt contre la radicule, de telle sorte que la région dorsale de l'un d'eux s'appuie sur son extrémité en la recouvrant sur une longueur plus ou moins grande et en la comprimant. Il se produit alors une déformation de la radicule qui s'aperçoit bien extérieurement, lorsque, ouvrant la graine avec précaution, on dégage l'embryon (fig. 5, A, B).

Une coupe transversale dans cette région nous a montré (Pl. VI, fig. 1) que le parenchyme cortical ne subit pas de modification, mais que le cylindre central présente une faible asymétrie, par suite d'un léger déplacement des faisceaux ligneux et libériens.

Il en est de même dans d'autres *Atriplex* tels que l'*A. hortensis* (fig. 5, B), l'*A. nitens*, etc.

Étudions maintenant la graine de l'*A. crassifolia* : une section longitudinale dans cette graine présente un embryon entourant, comme dans les cas précédents, un albumen farineux. Mais ici le sommet des cotylédons se trouve toujours à une certaine distance de la radicule (fig. 6, A); il n'y a pas compression de l'un par l'autre.

Une coupe transversale vers le sommet de la radicule nous a montré qu'il y avait symétrie parfaite de tous les éléments : le parenchyme cortical présente, sur tout son pourtour, une épaisseur égale, et, dans le cylindre central, les formations ligneuses et libériennes sont, dès le début, symétriques deux à deux (Pl. V, fig. 1).

Dans le genre *Atriplex* nous trouvons donc, pour la disposition de la radicule et pour la structure de la racine, les deux dispositions signalées.

Plusieurs autres genres sont dans le même cas. Dans le genre *Chenopodium*, tandis que chez le *C. Bonus-Henricus*, le *C. murale* (fig. 6, C, D, E) etc., la radicule n'est pas com-

primée, chez le *C. opulifolium* (fig. 5, D), le sommet des cotylédons vient recouvrir la radicule vers son extrémité. Nous avons vu précédemment que chez les premiers la structure de la racine est symétrique, tandis que chez le *C. opulifolium*, la racine offre une disposition spiralée.

Les deux genres *Salicornia* et *Obione* sont particulièrement intéressants à ce point de vue :

SALICORNIA. — Plusieurs auteurs ont déjà insisté sur la disposition de la radicule dans la graine chez les espèces de ce genre. Tandis que Gussone (1), Moquin-Tandon (2) ne précisent pas la position de l'embryon dans la graine, Duval-Jouve (3) y insiste longuement. Il reconnaît parmi les *Salicornia* deux sections :

1° Ceux chez lesquels la graine possède un albumen abondant et un embryon droit ou légèrement courbé. Ce cas est réalisé par le *S. macrostachya* Moric (fig. 6, H), rangé par plusieurs auteurs (Moricand, Gussone, Duval-Jouve) dans le genre *Arthrocnemum*.

2° Ceux chez lesquels l'albumen est presque nul, et l'embryon replié sur lui-même au niveau de la tigelle. Ce cas est réalisé par le *S. herbacea* L. (fig. 5, E), le *S. Emerici* J. Duval-J., le *S. fruticosa* L.

Ces deux divisions correspondent exactement à celles que j'ai établies précédemment, suivant que la structure de la racine est symétrique ou asymétrique.

OBIONE. — Dans le genre *Obione*, il n'y a pas, à ma connaissance, de recherches spéciales précisant la position de la radicule dans la graine. Néanmoins M. Volkens (4) représente une section de la graine d'*O. pedunculata*. J'ai étudié un grand nombre de graines de cette espèce, provenant d'origines diverses : j'ai pu constater que le contact entre les

(1) Gussone, *Pl. sic.* S. n., I, p. 5.
(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 144.
(3) Duval-Jouve, *les Salicornia de l'Hérault* (Bull. Soc. Bot., 1868).
(4) Volkens, *loc. cit.*, p. 6).

cotylédons et la radicule est plus accentué (fig. 5, C) que ne le représente la figure de M. Volkens.

Une section transversale dans la graine d'*O. portulacoïdes* offre une disposition toute différente (fig. 6, G); le sommet des cotylédons est rapproché du sommet de la radicule, mais jamais je n'ai trouvé qu'il y ait recouvrement de l'un par l'autre.

B. — **Spirolobées**. — Dans le groupe des Spirolobées l'embryon est enroulé en spirale dans la graine. L'enroulement peut se produire, soit dans un même plan (*Suæda*), soit en affectant une disposition légèrement conique (*Salsola*, fig. 5, F). Cette distinction, établie par Moquin-Tandon, n'est d'ailleurs pas absolue.

Dans l'un ou l'autre cas, chez toutes les espèces que j'ai étudiées dans ce groupe, la région tigellaire et les cotylédons viennent, durant le développement de la graine, s'enrouler contre la radicule en la comprimant sur une région plus ou moins étendue de sa longueur.

J'ai montré, en étudiant la structure de la racine (*Salsola Kali*, Pl. VII), que l'asymétrie dans les formations libéro-ligneuses se rencontrait d'une manière constante dans ces plantes.

De toutes ces considérations, il résulte que l'*asymétrie de structure* provient de *la compression que les cotylédons exercent sur la radicule* durant leur développement : Il se produit dès le début des formations primaires une légère déviation des éléments, puis un retard dans le développement des points où s'exerce la compression par rapport aux régions avoisinantes. Cette première irrégularité étant produite, le développement ultérieur s'effectue inégalement de part et d'autre de la lame vasculaire primaire, et, alors que la cause initiale n'agit plus, l'asymétrie s'accentue de plus en plus.

Elle produit finalement sur la section transversale de la racine cette apparence spiralée que l'on rencontre dans les formations libéro-ligneuses.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

La structure de la racine des Chénopodiacées présente tantôt une *structure symétrique dans les formations libéro-ligneuses*, tantôt une *structure asymétrique*.

Dans ces deux cas, c'est *la position de la radicule dans la graine* par rapport aux cotylédons qui règle la structure.

La *compression mécanique* exercée par la face dorsale de l'un des cotylédons contre la radicule dans la graine *est la cause de l'asymétrie* de structure qui se manifeste dans la suite.

Il me semble intéressant de constater les modifications anatomiques considérables produites, durant tout le développement postérieur, par une cause dont l'action se trouve limitée à un temps relativement court, à la seule période embryonnaire et à celle de la maturation de la graine. J'insiste à dessein sur la disposition asymétrique des formations libéro-ligneuses, car cette disposition frappe immédiatement quand on observe une racine un peu âgée dans certaines espèces.

J'ai résumé dans le tableau suivant les différentes dispositions que je viens de signaler dans la structure de la racine :

I. — *Str. symétrique de la racine* (Cyclolobées). La radicule n'est pas comprimée dans l'embryon.	a. L'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement *d'un méristème interfasciculaire* qui s'éloigne vers l'extérieur en s'unissant à des arcs générateurs péricycliques.	*Obione portulacoïdes.* *Salicornia macrostachya.*
	b. L'accroissement de la racine *se fait par des arcs générateurs* très étendus.	*Atriplex crassifolia.* *Chenopodium album.* *C. quinoa.* *Rhagodia hastata.*
	c. L'accroissement de la racine se fait par des *cercles générateurs successifs.*	*Beta.* *Spinacia.* *Chenopodium murale.* *C. rubrum.* *C. Bonus-Henricus.* *Camphorosma.* *Kochia.* *Corispermum.*
II. — *Str. symétrique de la racine* (quelques Cyclolobées, les Spirolobées). La radicule est comprimée dans l'embryon.	a. L'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement d'un méristème interfasciculaire qui *s'éloigne vers l'extérieur en s'unissant à des arcs générateurs* péricycliques.	*Obione pedunculata.* *Salicornia herbacea.* *S. fruticosa.* *Suæda.*
	b. L'accroissement de la racine *se fait par des arcs générateurs très étendus* se reliant entre eux en prenant une disposition spiralée.	*Atriplex hastata.* *A. nitens.* *A. hortensis.* *Chenopodium opulifolium.* *alsola.* *Suæda.* *Haloxylon.* *Anabasis.*

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA TIGE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE LA MARCHE DES FAISCEAUX

Pour suivre la course longitudinale des faisceaux dans le cylindre central, il est nécessaire d'étudier des tiges très jeunes. Je me suis servi dans la grande majorité des cas de plantes issues de germination, et ne possédant au-dessus des cotylédons qu'un petit nombre d'entre-nœuds. Outre la méthode des coupes en séries après inclusion de l'organe dans la paraffine, j'ai eu parfois recours à la technique indiquée par M. Lachmann, qui consiste à disséquer délicatement la plante sous l'eau après avoir coloré le système vasculaire par la fuchsine ammoniacale. C'est là un procédé de contrôle excellent pour vérifier des résultats obtenus par des coupes transversales.

J'ai été amené à distinguer dans les Chénopodiacées, au point de vue qui nous occupe, deux groupes que je vais étudier successivement :

Dans un premier groupe, j'étudierai les plantes chez lesquelles la course longitudinale des faisceaux est *à peu près rectiligne* : le cylindre central de la tige présente alors des faisceaux situés tous à égale distance du centre.

Dans un second groupe j'étudierai les plantes chez lesquelles

(1) Lachmann, *Contribution à l'histoire naturelle des Fougères* (Ann. Sc. nat., 1889, p. 21).

la course longitudinale des faisceaux *est ondulée*. La structure de la tige est alors plus complexe, un certain nombre de faisceaux se trouvant plus rapprochés du centre que les autres.

I. — *La marche des faisceaux primaires est rectiligne.*

Cette disposition est la plus simple à interpréter ; c'est par elle qu'il est donc naturel de débuter. Néanmoins elle ne se présente pas fréquemment chez les Chénopodiacées. Je l'ai rencontrée particulièrement dans les genres *Salicornia*, *Kochia*, *Camphorosma*, chez lesquels un faisceau seulement passe dans chaque feuille, et dans les genres *Salsola*, *Obione*, chez lesquels plusieurs faisceaux se rendent dans une même feuille.

Dans l'un et l'autre cas, d'ailleurs, il n'y a qu'un seul secteur de la tige qui passe dans la feuille. Cette dernière ne reçoit donc qu'une seule méristèle selon l'expression proposée par M. Van Tieghem (1).

Étudions d'abord la structure de la tige et la marche des faisceaux dans le genre *Salicornia*.

SALICORNIA HERBACEA L. — La structure de la tige du *Salicornia* à été l'objet de nombreux travaux par suite de la présence de faisceaux corticaux inversés et de celle d'un parenchyme assimilateur sous-épidermique tout particulier.

Une coupe transversale faite vers le milieu d'un entre-nœud présente six faisceaux primaires, que nous numéroterons 1, 2, 3..., 6 (fig. 7 et Pl. VI, fig. 4), dont deux plus gros, 2 et 5, qui passent dans la feuille au prochain nœud ; les autres sont les faisceaux caulinaires. En effet, faisons des coupes sériées jusque vers le haut de l'entre-nœud, nous voyons que vers ce niveau les faisceaux 2 et 5 s'inclinent

(1) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1898, p. 269.

pour passer dans la feuille ; quant aux autres faisceaux, ils émettent en ce point, chacun une ramification : les branches α et α', issues respectivement de 3 et de 4, se réunissent l'une à l'autre (fig. 7) ; il en est de même des branches β

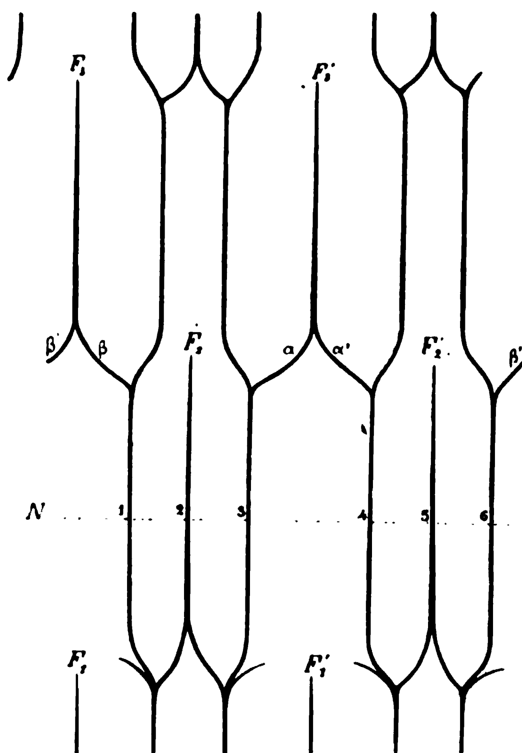


Fig. 7. — Course des faisceaux dans le *Salicornia herbacea* L. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires ; 2, 5, faisceaux foliaires se rendant dans les feuilles F_1 et F'_1 ; α, α', β, β', branches émises par les faisceaux caulinaires pour former de nouveaux faisceaux foliaires.

et β', issues des faisceaux 1 et 6. Ainsi se trouvent constitués, dans un plan perpendiculaire à celui des faisceaux 2 et 5, deux nouveaux faisceaux destinés aux feuilles de l'entrenœud suivant.

Chaque faisceau foliaire ne persiste donc que l'espace d'un entrenœud dans la tige. Ce cas est le plus simple de ceux que nous aurons à voir.

On sait que dans les genres *Salicornia* et dans plusieurs genres voisins, le système foliaire est très réduit (Pl. VI, fig. 5). Duval-Jouve (1) dit à ce sujet que « les feuilles sont décurrentes, appliquées contre les entrenœuds, les recouvrant entièrement, soudées par leurs bords et ne s'isolant qu'à leur pointe contre la base de l'entrenœud supérieur, ce qui simule des articulations ».

A sa sortie du cylindre central, chaque faisceau foliaire, tel que 2 (fig. 7), se divise en trois branches, dont l'une, celle du milieu, gagne la pointe foliaire, tandis que les deux autres, latérales, s'incurvent bientôt et redescendent dans le parenchyme cortical, vers la base de l'entrenœud, en envoyant diverses anastomoses.

Il en résulte que, dans une coupe transversale, ces faisceaux corticaux sont inversés, c'est-à-dire ont leur bois tourné vers l'extérieur, leur liber vers l'intérieur, comme l'a montré M. Dangeard (2) dans ses recherches sur les *Salicornia*. Récemment M. Potebnia (3) a repris cette étude : il a pu suivre le développement de ces faisceaux durant l'accroissement en longueur de l'entrenœud.

HALOXYLON ET ANABASIS. — Dans les genres *Haloxylon* et *Anabasis*, qui, par leur aspect extérieur, se rapprochent du *Salicornia*, la marche des faisceaux primaires dans le cylindre central présente une faible différence avec ce que nous venons de voir :

Chez l'*Haloxylon articulatum* Cav., il y a vers la base de l'entrenœud six faisceaux (fig. 8). Désignons-les par les n°s 1, 2, 3..., 6, correspondant à ceux de la figure précédente. Les faisceaux 2 et 5 vont dans les feuilles F et F' ; les autres, 3 et 4 d'une part, 1 et 6 d'autre part se réunissent deux à deux vers le milieu de l'entrenœud en donnant les

(1) Duval-Jouve, *Des Salicornia de l'Hérault* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1868).

(2) Dangeard, *Recherches sur la structure des feuilles de Salicornia et de Salsola* (Bull. de la Soc. linnéenne de Normandie, s. IV, t. II, p. 88).

(3) Potebnia, *Études sur les Halophytes de la Crimée*, 1894.

faisceaux tels que R. Dans le haut de l'entrenœud, tandis que les faisceaux 2 et 5 quittent le cylindre central, chacun des faisceaux R et R' se divise en trois branches. L'une, celle du milieu, devient le faisceau foliaire destiné à la feuille F_2, les deux autres, latérales, constituent de nouveaux faisceaux caulinaires correspondant aux faisceaux 3 et 4, 1 et 6 du nœud précédent, et se comportent comme eux.

La seule différence entre ce cas et celui du *Salicornia* consiste donc en ce que les faisceaux caulinaires 3 et 4, ainsi que 1 et 6, se réunissent deux à deux sur une partie de leur trajet dans chaque entrenœud, chez le genre *Haloxylon*, tandis qu'ils restent toujours isolés chez le *Salicornia*.

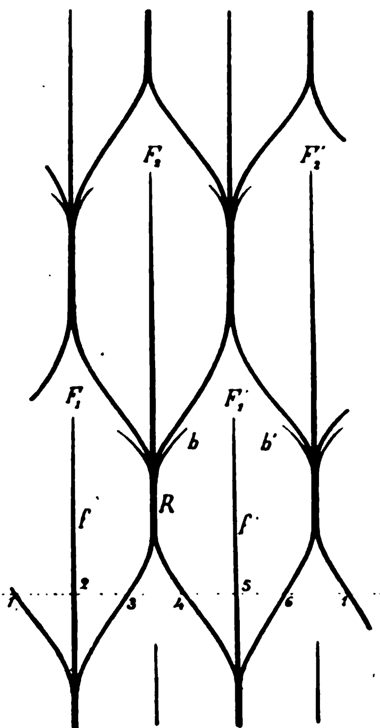


Fig. 8. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Haloxylon articulatum* Cav. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires s'unissant deux à deux pour former les faisceaux R; 2, 5, faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_1 et F'_1; *b*, *b'*, faisceaux destinés au bourgeon axillaire de la feuille F'_1.

Camphorosma monspeliacum L. — Dans les genres *Camphorosma*, *Kochia*, *Corispermum* parmi les Cyclolobées, et *Suæda* parmi les Spirolobées, les feuilles, au lieu d'être régulièrement opposées, comme dans les cas précédents, sont alternes suivant le cycle 2/5 sur toute l'étendue de la plante. Néanmoins la marche des faisceaux est analogue, comme je vais le montrer.

Une coupe transversale sur une très jeune tige de *Camphorosma monspeliacum* offre la disposition suivante : à l'inté-

rieur d'un épiderme simple, dont les cellules se prolongent en longs poils, se trouve le parenchyme cortical constitué par des cellules arrondies, présentant entre elles de nombreux méats ; l'endoderme est très peu distinct des autres assises corticales.

Le cylindre central débute extérieurement par un péricycle dont les cellules s'épaississent en fibres (*fp*, fig. 9) au

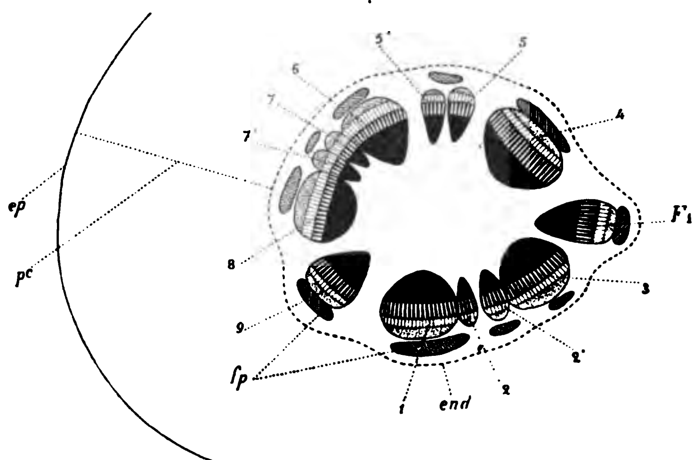


Fig. 9. — *Camphorosma monspeliacum* L. — Section transversale d'une tige jeune au-dessous de l'insertion de la feuille F_1. — *ep*, épiderme; *pc*, parenchyme cortical; *fp*, fibres péricycliques; *end*, endoderme; 1, 3, 4, 6, 8, faisceaux caulinaires de la tige; 2, 2', 5, 5', 7, 7', 9, faisceaux foliaires.

dos de chaque faisceau libéro-ligneux. Immédiatement au-dessous de l'insertion d'une feuille, soit de la feuille F_1, la coupe transversale de la tige présente l'aspect représenté par le schéma de la figure 9. Les faisceaux libéro-ligneux y sont encore isolés les uns des autres, l'assise génératrice n'ayant pas encore fonctionné dans leur intervalle ; ils constituent environ neuf massifs libéro-ligneux que j'ai numérotés comme dans les exemples précédents. En suivant par des sections à différents niveaux les changements qui se produisent, nous voyons que les faisceaux 1, 3, 4, 6 et 8 persistent dans le cylindre central, tandis que les autres passent dans les feuilles (fig. 10). Suivons en particulier les

faisceaux 3 et 4, situés de chaque côté de la feuille F_1. D'abord simples, ces faisceaux ne tardent pas à détacher latéralement chacun une branche α et α'. Ces deux branches, après avoir circulé parallèlement sur une certaine longueur, se rapprochent et forment, par leur union, un nouveau faisceau foliaire, destiné à la feuille F_6 directement au dessus de F_1.

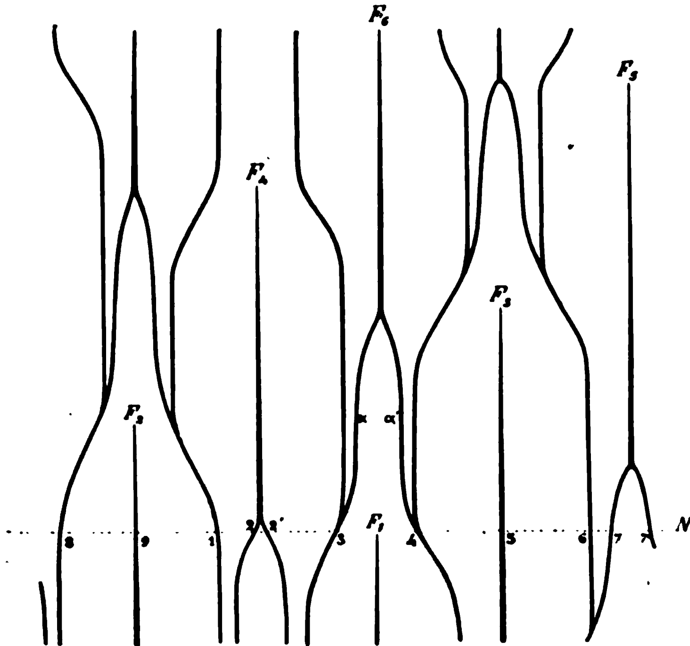


Fig. 10. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Camphorosma monspeliacum* L. — N, niveau de la section représentée dans la figure 9. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

Il en est de même pour les autres faisceaux foliaires, comme le montre la figure 10 qui résume cette disposition.

En comparant la marche des faisceaux dans ce cas avec ce que nous avons constaté chez le *Salicornia*, nous voyons que, en dehors de la disposition des feuilles, les faisceaux foliaires, au lieu de ne séjourner que durant l'espace d'un entrenœud dans le cylindre central, persistent ici sur une longueur de plus de deux entrenœuds.

Lorsque la tige devient plus âgée, chaque faisceau cauli-

naire émet de nouveaux faisceaux destinés aux rameaux axillaires, et la structure devient beaucoup plus complexe.

Outre les genres cités plus haut, j'ai retrouvé une marche des faisceaux analogue chez les *Kochia hirsuta* Nolte, *K. scoparia* Schrad., *Corispermum canescens* Kit., *C. hyssopifolium* L., *Suæda fruticosa* L., etc. Je n'insisterai pas autrement sur chacun de ces exemples.

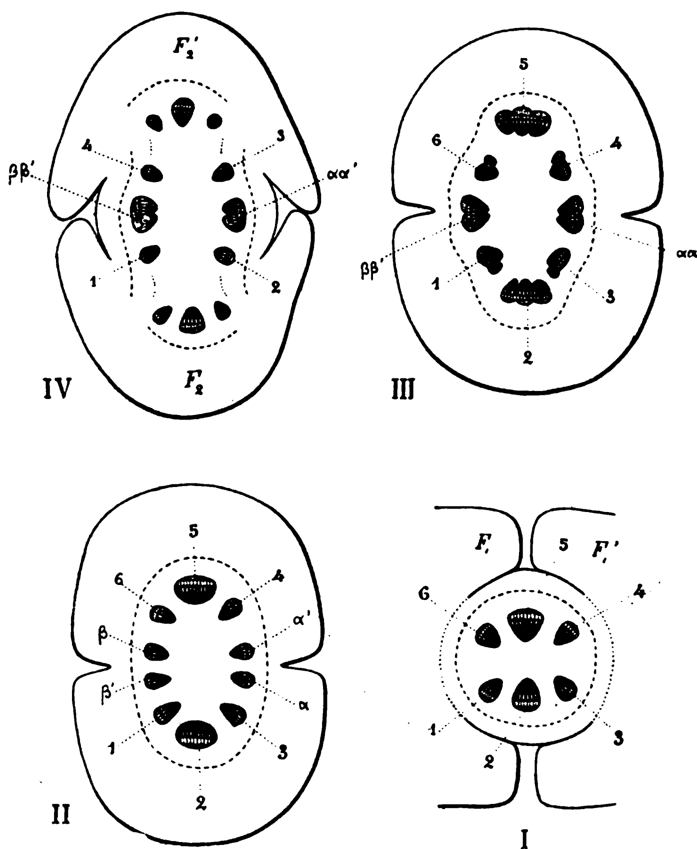


Fig. 11. — *Salsola Soda* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1, N_2, N_3, N_4 de la figure 12. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires; 2, 5, faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_2 et F'_2; α, α', β, β', branches destinées à former les faisceaux foliaires des feuilles F_3 et F'_3.

Salsola Soda L. — Dans le genre *Salsola*, les feuilles sont régulièrement opposées. Chaque feuille ne reçoit qu'un seul

faisceau, mais, vers sa sortie du cylindre central, ce faisceau, qui est très élargi tangentiellement, se divise en trois branches. Voyons la marche des faisceaux sur la longueur de deux entrenœuds dans le *S. Soda* L.

Le cylindre central présente à la base d'un entrenœud, au-

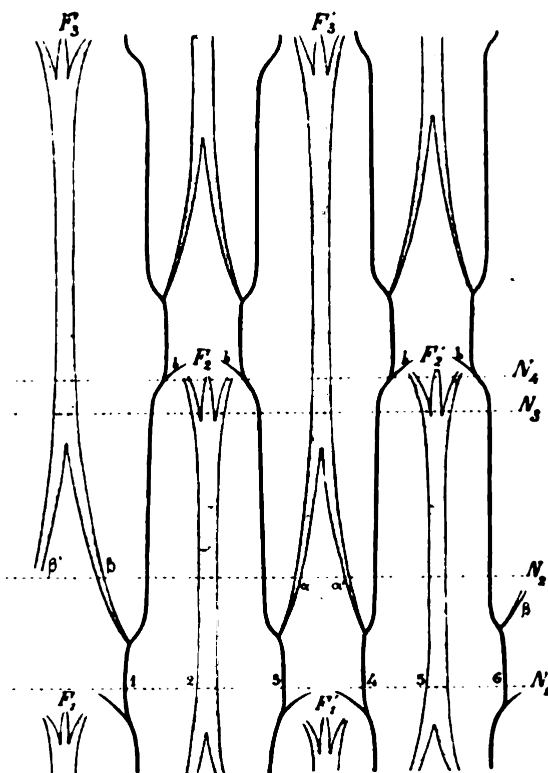


Fig. 12. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Salsola Soda* L. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

dessus des feuilles F_1 et F_1', six faisceaux symétriques deux à deux que nous numérotons 1, 2, 3,.... 6 (fig. 11). Les faisceaux 2 et 5 sont les faisceaux foliaires, plus élargis que les autres qui sont les faisceaux caulinaires. Un peu plus haut dans l'entrenœud, ces quatre faisceaux émettent chacun une ramification, en sorte que le nombre total est porté à dix (fig. 11-II). Désignons, comme nous l'avons fait en étudiant

le *Salicornia*, par α et α′ les ramifications de 3 et de 4, par β et β′ celles de 1 et 6.

Vers le haut de l'entrenœud les branches α et α′ se réunissent, ainsi que β et β′, pour former de nouveaux faisceaux (fig. 11-III) destinés aux feuilles F_3 et F'_3. A ce niveau les faisceaux 2 et 5, qui passent dans les feuilles F_2 et F'_2, s'écartent tangentiellement et se divisent en trois branches (fig. 12).

Quand des rameaux axillaires se développent à l'aisselle des feuilles, leur appareil vasculaire est constitué par des branches latérales (*b*, fig. 12) issues des faisceaux caulinaires voisins.

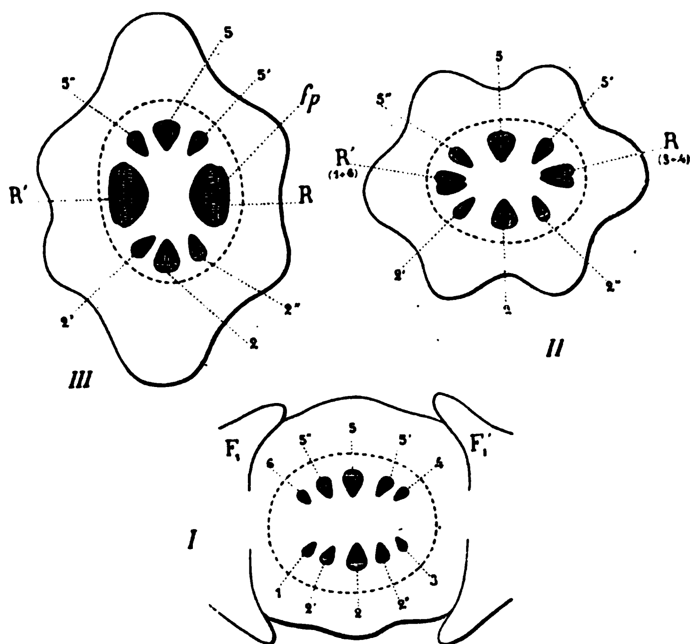


Fig. 13. — *Obione portulacoides* Moq. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1, N_2, N_3 de la figure 14. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires se réunissant deux à deux pour donner les faisceaux R et R′; 2, 2′, 2″ et 5, 5′, 5″, faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_2 et F'_2; *fp*, fibres péricycliques.

Obione portulacoides Moq. — Le genre *Obione* présente de grandes analogies avec les cas précédents : les feuilles sont régulièrement opposées et reçoivent trois faisceaux foliaires.

Une coupe transversale faite à la base d'un entrenœud, au-dessus des feuilles F_1 et F'_1 (fig. 14, N_1), présente dans le cylindre central dix faisceaux disposés symétriquement par rapport au plan qui passe par ces deux feuilles. Désignons ces faisceaux par les numéros 1, 2, 2', 2'', 3, 4, 5, 5', 5'', 6 (fig. 13-I). En faisant des coupes successives jusque vers le haut de l'entrenœud, nous voyons que les faisceaux 2, 2', 2'' et 5, 5', 5'' passent dans les feuilles F_2 et F'_2. Les autres faisceaux sont les faisceaux caulinaires. Dès la base de l'entrenœud ces derniers ne tardent pas à se réunir deux à deux, 3 et 4 d'une part, 6 et 1 de l'autre (fig. 13, II), en constituant les faisceaux R et R'. Au niveau N_2 de la sortie des feuilles F_2 et F'_2 (fig. 13, III), ils s'étalent tangentiellement, et se divisent chacun en cinq branches disposées de la même manière que plus bas (fig. 13, I), mais dans des plans perpendiculaires.

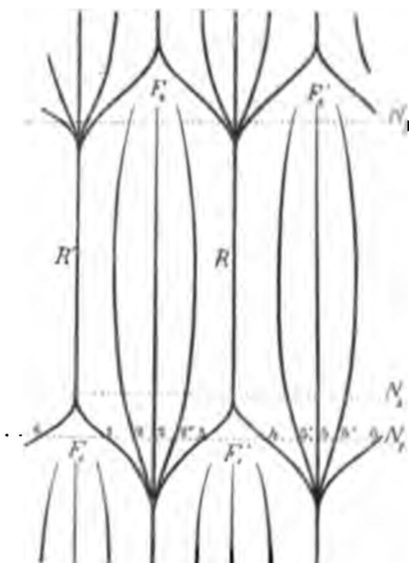


Fig. 14. — Course longitudinale des faisceaux dans l'*Obione portulacoides* Moq. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

Si nous comparons cette disposition à celle que nous avons constatée chez le *Haloxylon articulatum* (fig. 8), nous voyons que la seule différence consiste en ce que, chez l'*Obione*, les deux groupes de trois faisceaux destinés aux deux feuilles d'un même nœud sont constitués dès la base de l'entrenœud, tandis que, chez le *H. articulatum*, les deux groupes de faisceaux foliaires correspondants restent réunis en deux faisceaux dans le cylindre central. Ils ne se divisent chacun en trois branches qu'après leur passage dans la feuille.

Chez l'*O. pedunculata* la marche des faisceaux est analogue ; il en est de même dans le genre *Rhagodia* (*R. hastata*, *R. lanceolata*), sur lequel nous ne nous arrêterons pas.

II. — *La marche des faisceaux primaires est ondulée.*

Cette disposition, plus fréquente que la précédente, se rencontre, à des états plus ou moins accentués, dans les genres *Atriplex*, *Chenopodium*, *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, *Roubieva*, etc., ainsi que dans les familles voisines telles que celles des Amarantacées et des Phytolaccacées.

Je l'étudierai d'abord dans le genre *Atriplex*, qui se rapproche des exemples précédents et chez lequel la marche ondulée des faisceaux est généralement peu prononcée.

ATRIPLEX HASTATA L. — L'échantillon que j'étudie ne présente au-dessus des cotylédons que cinq à six entrenœuds qui n'ont pas encore terminé leur accroissement en longueur. La partie épicotylée de la plante n'a que dix à douze centimètres et porte des feuilles qui sont régulièrement opposées. Faisons une coupe transversale à la base d'un entrenœud, au dessus des feuilles que nous désignons par F_1 et F'_1 (fig. 16, N_1). Le cylindre central contient à ce niveau six massifs vasculaires, 1, 2, 3,.... 6 (fig. 15, I). Chacun des massifs 2 et 5 est constitué par deux faisceaux, qui, distincts un peu plus bas, se réunissent vers le niveau N_1, et constituent les faisceaux a_2 et a'_2 destinés respectivement aux feuilles F_2 et F'_2.

Les autres massifs vasculaires constituent les faisceaux caulinaires. En les suivant jusque vers le haut de l'entrenœud, nous voyons qu'ils ne tardent pas à émettre latéralement chacun une branche (fig. 15, II) ; les faisceaux 1 et 3 émettent respectivement les branches b_2 et c_2, les faisceaux 4 et 6, les branches b'_2 et c'_2. Les ramifications b_2 et c_2 marchent parallèlement à a_2 (fig. 16) et passent dans la feuille F_2. Les deux autres marchent parallèlement à a'_2 et passent dans F'_2.

Au-dessus du point d'origine des faisceaux b_2 et c_2,

chaque faisceau caulinaire émet une nouvelle branche du côté opposé à la précédente. Ce sont α_3 et α'_3 émises respectivement par les faisceaux 1 et 6 ; β_3 et β'_3 par 3 et 4 (fig. 15, III et fig. 16). Ces branches s'unissent deux à deux pour

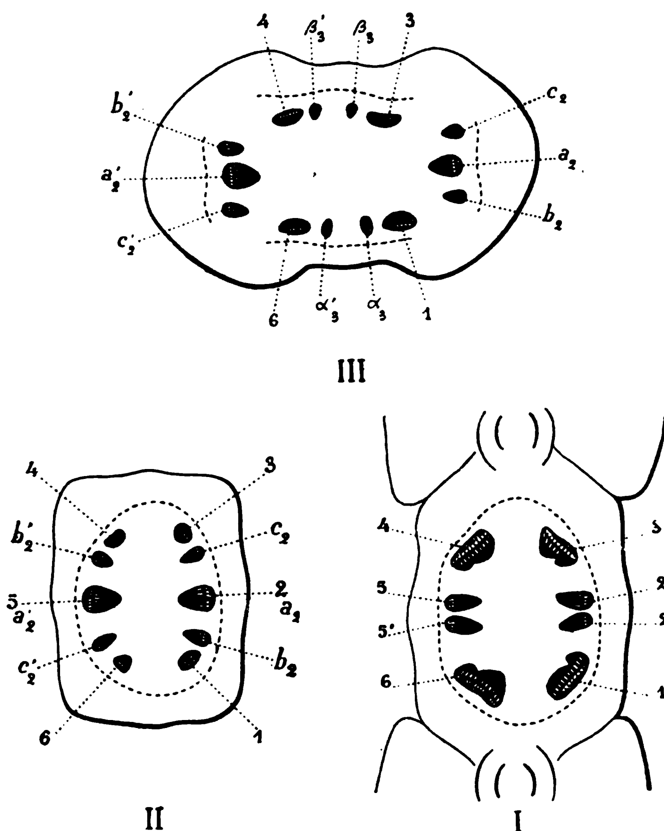


Fig. 15. — *Atriplex hastata* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1, N_2, N_3 de la figure 16. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires; 2, 2', 5, 5', faisceaux foliaires se réunissant deux à deux pour donner les faisceaux a_2 et a'_2 destinés aux feuilles F_2 et F'_2.

passer dans les feuilles F_3 et F'_3 et correspondent aux faisceaux 2 et 5 que nous avons vus précédemment.

Le schéma 16 représente la course longitudinale des faisceaux. Cette figure nous montre qu'il y a quatre faisceaux réparateurs marchant comme dans les *Salicornia*, mais émettant

chacun successivement deux faisceaux foliaires. Les deux premiers émis s'unissent pour donner le faisceau médian, tandis que les deux autres restent indépendants.

Lorsque l'on considère, non plus une région de la tige en voie d'accroissement, mais une région qui a complètement achevé son allongement, on constate que les faisceaux a_2, b_2, c_2 par exemple de la feuille F_2 (fig. 16) ne quittent plus le

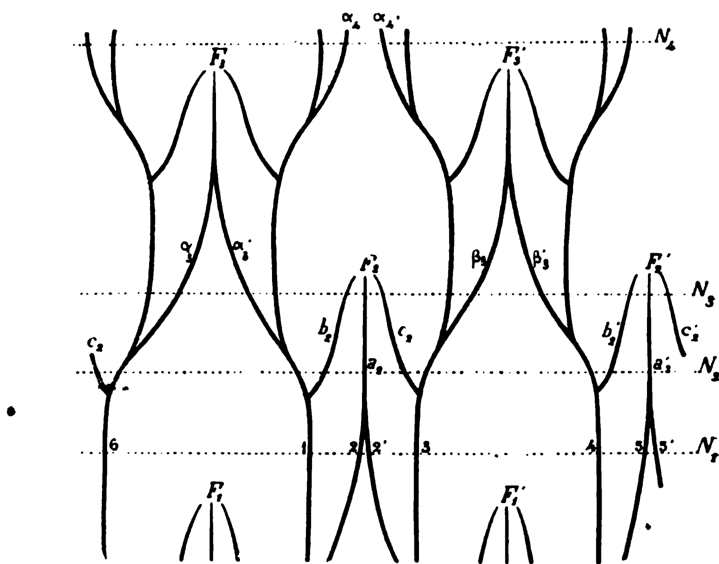


Fig. 16. — Course longitudinale des faisceaux dans l'*Atriplex hastata* (la tige n'a pas encore terminé son accroissement en longueur). — Mêmes lettres et numéros que dans la figure 15.

cylindre central au niveau indiqué par le schéma ; ils persistent au delà du niveau N_4, jusque vers le point d'union des faisceaux α_4 et α'_4 (fig. 16), destinés à la feuille F_4. Ces derniers sont alors déviés latéralement vers l'intérieur, ainsi que les faisceaux caulinaires qui leur ont donné naissance ; par suite, suivant le niveau où l'on fait la coupe, les différents faisceaux sont plus ou moins rapprochés du centre de la tige.

Chez les autres espèces d'*Atriplex* la marche des faisceaux est analogue. J'ai étudié particulièrement à ce point

de vue les *A. hortensis*, *nitens*, *crassifolia*, *tornabeni*, etc.

Dans tous ces exemples, les feuilles sont opposées à la base; mais il arrive parfois que, durant la croissance intercalaire, elles deviennent alternes par suite d'un entraînement d'un côté par rapport à l'autre. La marche générale des faisceaux se trouve peu modifiée, mais la symétrie de structure est rompue, comme nous l'avons déjà vu chez le *Camphorosma monspeliacum*. La marche ondulée des faisceaux est accentuée davantage dans ce cas.

Cette disposition se présente d'une manière constante dans les genres *Beta*, *Chenopodium*, *Blitum*, chez lesquels la marche des faisceaux est plus compliquée.

Beta cycla L. — Je choisis, comme exemple, cette espèce de préférence aux autres, parce que les entrenœuds s'y allongent beaucoup dès le début de la végétation, l'axe floral se développant ici dès la première année. Les feuilles, qui sont opposées quand la région considérée n'a pas acquis tout son accroissement, deviennent plus tard alternes suivant le cycle 2/5.

Pratiquons des coupes transversales sur une très jeune tige, de manière à suivre la marche des faisceaux sur un espace de plusieurs entrenœuds. Désignons par F_1, F'_1, F_2, F'_2, etc., les feuilles des nœuds successifs. Au lieu de suivre les faisceaux en partant de la base d'un entrenœud, comme dans les cas précédents, suivons, pour plus de clarté, les faisceaux en sens inverse, à partir de la feuille (fig. 18).

Nous voyons que, dans chaque feuille jeune, pénètrent trois faisceaux, l'un médian *a* et deux autres latéraux *b* et *c*. Considérons les deux feuilles F_4 et F'_4 par exemple. La première reçoit les faisceaux a_4, b_4, c_4, la seconde a'_4, b'_4, c'_4. La marche des ces faisceaux offre une grande analogie avec celle que nous avons constatée pour les faisceaux désignés par les mêmes lettres dans l'*A. hastata* (fig. 16). En effet, les faisceaux b_4 et c_4 s'unissent, peu de temps après leur sortie

de la feuille, à des faisceaux qui persistent dans le cylindre central et ne sont autres que des faisceaux caulinaires ana-

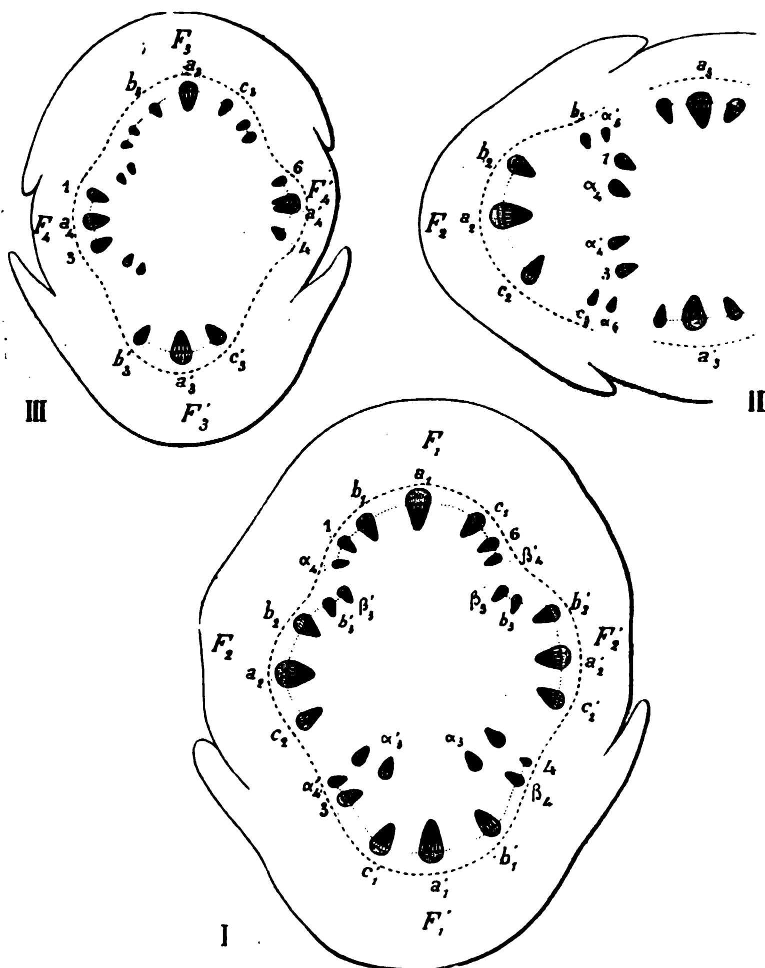


Fig. 17. — *Beta cycla* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1. N_2, N_3 de la figure 18. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires fournissant les faisceaux foliaires des feuilles F_1 et F'_1, de même que ceux des feuilles F_4 et F'_4; a_1, b_1, c_1, a_2, b_2 c_2, etc., faisceaux foliaires des feuilles F_1, F_2, etc.; α_1, α'_1, β_1, β'_1, α_4, α'_4, etc., branches destinées à former les faisceaux a_1, a'_1, a_2, etc. des feuilles F_1, F'_1, F_2, etc. — La ligne en pointillé représente la limite de l'écorce.

logues à ceux que nous avons désignés précédemment par les nos 1 et 3. Les faisceaux b'_4 et c'_4 s'unissent de la même manière aux faisceaux 4 et 6 (fig. 18).

Le faisceau a_4 descend verticalement l'espace de deux entrenœuds en marchant parallèlement à 1 et à 3 (fig. 17, III, et fig. 18). Arrivant au niveau des faisceaux de la feuille F_2, il se divise en deux branches α_4 et α'_4 qui se placent plus près du centre de la tige que les faisceaux a_2, b_2, c_2, de F_2

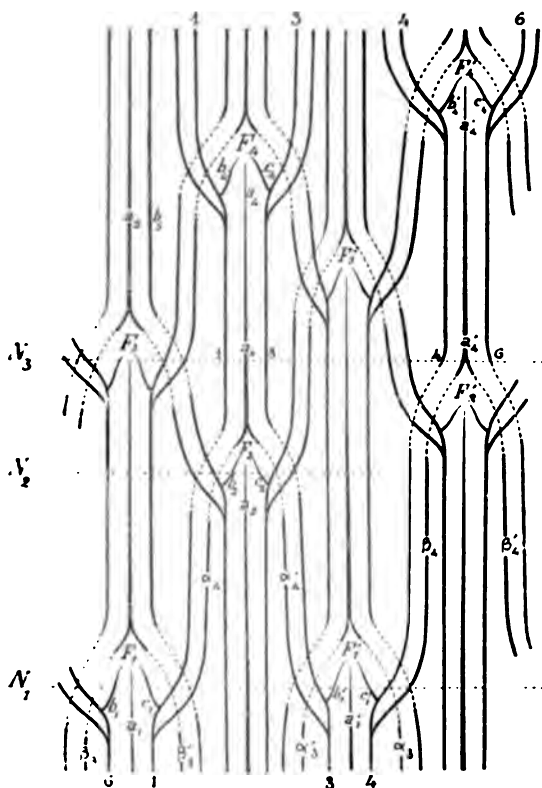


Fig. 18. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Beta cycla* L. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure 17.

(fig. 17, II). Les branches α_4 et α'_4 descendent encore l'espace d'un entrenœud, et viennent prendre naissance, la branche α_4 sur le faisceau caulinaire 1, la branche α'_4 sur 3, l'une et l'autre, au-dessous des feuilles F_1 et F'_1.

Le faisceau a'_4 se comporte de même : il se divise en deux branches β_4 et β'_4, qui prennent naissance respectivement

sur les faisceaux réparateurs 4 et 6, au même niveau que les précédents (fig. 17, I, et fig. 18).

Les faisceaux foliaires, tels que a_4, persistent ainsi durant plus de trois entrenœuds dans le cylindre central avant de passer dans les feuilles.

Les quatre faisceaux réparateurs qui produisent les faisceaux foliaires de F_4 et de F'_4 ont donc aussi produit ceux de F_1 et de F'_1.

En suivant la marche des faisceaux à partir des feuilles F_3 et F'_3, nous aurions constaté la présence d'un autre système de quatre faisceaux réparateurs, indépendants des précédents, et ayant fourni les faisceaux foliaires des feuilles F_3 et F'_3 et des feuilles immédiatement inférieures à F_1 et à F'_1. De même pour les faisceaux foliaires qui se rendent dans F_2 et F'_2. En sorte qu'il y a, sur une section transversale faite à un niveau quelconque de la tige, trois systèmes de quatre faisceaux réparateurs chacun, ce qui porte à douze le nombre de ces faisceaux.

Tous se recouvrent les uns les autres, en s'éloignant ou se rapprochant alternativement de l'axe et en entraînant les faisceaux foliaires qu'ils ont produits. Par suite, leur marche est très nettement ondulée. C'est ce que j'ai cherché à représenter par les schémas voisins (fig. 17 et fig. 18), en mettant surtout en évidence les faisceaux correspondant aux feuilles F_4 et F'_4.

Dans les autres espèces de Betteraves (*Beta maritima*, *B. trigyna*, *B. vulgaris*, etc.), la marche des faisceaux dans l'axe floral et durant la période primaire est analogue ; mais les faisceaux sont plus confondus les uns avec les autres, ce qui rend l'interprétation encore plus délicate. En outre, on sait que chez plusieurs espèces il se forme généralement, durant la première année de végétation, une rosette de feuilles à la base de l'axe épicotylé qui s'allonge très peu. La marche des faisceaux est alors un peu différente, et comme cette région est intimement liée à l'axe hypocotylé, nous l'étudierons en traitant du passage de la racine à la tige.

CHAPITRE SECOND

ACCROISSEMENT EN DIAMÈTRE DE LA TIGE. — FORMATIONS SECONDAIRES ET FORMATIONS ANORMALES.

Maintenant que nous connaissons la répartition des faisceaux primaires dans la tige, voyons comment s'établissent les formations libéro-ligneuses postérieures.

Deux cas peuvent se produire :

Dans le premier, il n'y a que des *arcs générateurs péricycliques* qui viennent s'anastomoser avec l'assise génératrice libéro-ligneuse normale.

Dans le second, il se produit des *cercles générateurs péricycliques*, concentriques les uns par rapport aux autres, et toujours indépendants de l'assise génératrice normale.

Ces deux cas extrêmes, entre lesquels existent beaucoup d'intermédiaires, ont déjà été établis par MM. Hérail (1) et Morot (2), puis maintenus par M. Van Tieghem dans son *Traité de botanique* (3). J'insisterai donc peu sur chacun d'eux, et je m'attacherai seulement à montrer l'influence de la course longitudinale des faisceaux sur la structure ultérieure.

I. — L'accroissement de la tige se produit par des arcs générateurs.

A. — *La marche des faisceaux primaires est rectiligne.*

OBIONE PORTULACOIDES Moq. — De très bonne heure, à l'intérieur de chaque faisceau primaire, l'assise génératrice libéro-ligneuse entre en fonctionnement, alors qu'il n'y a pas encore de cloisonnements dans l'intervalle des faisceaux.

Par son bord interne, elle produit des files radiales de six

(1) Hérail, *loc. cit.*, p. 246.
(2) Morot, *loc. cit.*, p. 283,
(3) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1896, p. 221.

à huit assises de cellules. Parmi elles, les unes deviennent des vaisseaux à parois épaissies et lignifiées, les autres des cellules de parenchyme à parois minces (Pl. VIII, fig. 1 et 2).

Par son bord externe, l'assise génératrice fonctionne en donnant des cellules de liber secondaire.

Des cloisonnements s'établissent ensuite entre les faisceaux dans l'assise péricyclique et l'assise sous-péricyclique. Une première cloison tangentielle apparaît d'abord vers le milieu de l'intervalle des deux faisceaux, puis d'autres se forment à droite et à gauche de celle qui est déjà établie et viennent s'unir de chaque côté à l'assise génératrice intrafasciculaire. Il se forme de la sorte une assise continue.

Cet état dure peu de temps. Dans l'intérieur de chaque faisceau, l'assise génératrice ne continue pas à fonctionner, car, lorsque la tige est plus âgée, il n'y a pas plus de cellules dans chaque série radiale produite à l'intérieur du faisceau, que lors de l'établissement de l'assise interfasciculaire.

Mais à l'extérieur du liber de chaque faisceau le péricycle se cloisonne. Il donne de suite naissance à trois ou quatre assises de cellules. Les plus externes produisent, en certains points, des massifs de fibres péricycliques et l'assise subéro-phellodermique qui entourera plus tard tout le cylindre central; la plus interne devient génératrice et s'unit aux deux bords de l'assise normale, restés libres par suite de l'arrêt de fonctionnement de la région intrafasciculaire (Pl. VIII, fig. 2).

Dans cette seconde phase, une assise génératrice, en partie normale et en partie péricyclique, existe donc et passe extérieurement aux faisceaux normaux. Elle continue à fonctionner comme l'assise génératrice précédente et devient plus tard entièrement péricyclique. Quand elle a produit, en un point déterminé, un faisceau libéro-ligneux, elle cesse de fonctionner dans ce faisceau, aussi bien par son bord externe que par son bord interne. Comme elle continue à fonctionner de part et d'autre, les deux bords libres se relient au-dessus du liber par un arc générateur qui s'établit

dans le phelloderme. Les tissus qui prennent naissance par suite du fonctionnement de l'assise en ce point seront alors des tissus tertiaires (Pl. VIII, fig. 3) (1).

Cette structure est, en beaucoup de points, analogue à celle de la tige du *Strychnos*, comme le fait observer M. Hérail ; de même que chez cette plante, le liber est toujours produit par le bord externe de l'assise génératrice.

Quand un îlot libérien est recouvert par les formations postérieures, il constitue donc un massif de « liber interligneux », en conservant à ce terme la définition que M. Van Tieghem lui a donnée dans son étude sur les Thyméléacées (3).

L'opinion contraire, admise par de Bary, a été souvent discutée, mais, comme le fait remarquer M. Hérail, la simple inspection d'un massif libérien peut guider à ce sujet. En effet, dans les trois figures qui précèdent (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3), la portion externe de chaque îlot libérien présente une disposition irrégulière, tandis que la portion interne offre encore des cloisonnements radiaux, qui témoignent de ce que cette région est la dernière formée.

Latéralement aux îlots libériens, l'assise génératrice ne produit pas de tissus parenchymateux (Pl. VIII, fig. 3), ou bien en produit une très faible quantité, comme l'indique M. Volkens (4). Nous avons déjà insisté sur ce fait en étudiant la structure de la racine chez ces plantes (Pl. V, fig. 4).

SALICORNIA HERBACEA L. — Vers le milieu d'un entrenœud, nous savons que la tige présente, chez cette espèce, ainsi que chez les autres espèces du même genre, six faisceaux primaires. Dans chacun d'eux, de très bonne heure, l'assise génératrice fonctionne. Mais elle ne produit par son bord interne que quatre à cinq cellules dans chaque série radiale, et son fonctionnement s'arrête lorsque des cloisonne-

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, I, p. 821.
(2) Hérail, *loc. cit.*, p. 258.
(3) Van Tieghem, *Recherches sur la structure et les affinités des Thyméléacées et des Pénéacées*. — Ann. des Sc. nat., Bot., 1892, t. XVII, p. 221.
(4) Volkens, *loc. cit.*, p. 43.

ments tangentiels s'établissent dans l'assise sous-péricyclique, entre les faisceaux. Comme dans le cas précédent, des arcs générateurs extralibériens se forment dans la partie interne du péricycle, qui s'est divisé en ce point, et une assise génératrice d'origine complexe s'établit bientôt sur toute la périphérie du cylindre central (Pl. VIII, fig. 5).

L'assise subéro-phellodermique apparaît plus tard dans la partie externe du péricycle. Les arcs générateurs extralibériens se produisent alors dans le phelloderme en donnant des tissus tertiaires. Quant au parenchyme cortical, il ne tarde pas à disparaître, et la tige perd alors l'aspect articulé qu'elle avait eu jusqu'à ce moment.

Corispermum hyssopifolium L. — Dans le genre *Corispermum*, et particulièrement chez le *C. hyssopifolium* et le *C. canescens*, l'assise génératrice normale s'établit en même temps dans l'intérieur de chaque faisceau et dans l'intervalle des faisceaux. Puis, comme dans les exemples précédents, elle fonctionne peu dans chaque faisceau, pour se constituer à nouveau par des arcs péricycliques extérieurs au liber. Elle continue ensuite à se déplacer vers l'extérieur en produisant des faisceaux libéro-ligneux très réduits, bientôt recouverts par les formations postérieures.

Cette marche dans le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse est commune à beaucoup d'autres genres. Je l'ai retrouvée sans modifications chez les *Suæda*, *Salsola*, *Schoberia*, *Anabasis*, etc.

Les faisceaux libéro-ligneux produits sont ordinairement très réduits, et, par suite, indépendants les uns des autres.

Chez divers *Salsola*, en particulier chez le *S. Kali*, ils prennent néanmoins un allongement tangentiel plus considérable et s'unissent parfois les uns aux autres. Mais, comme ces faisceaux ne se constituent pas simultanément sur les différents points de l'assise génératrice, ils sont inégalement éloignés du centre, et présentent alors une apparence vaguement spiralée, qui a été très exactement signalée par

M. Volkens (1). Cette apparence, surtout visible sur une tige âgée, est bien différente de la structure spiralée que nous avons étudiée dans les racines de cette même plante, et à laquelle nous avons donné une origine toute spéciale.

B. — *La marche des faisceaux primaires est ondulée.*

Dans les tiges des plantes appartenant aux genres *Beta*, *Chenopodium*, *Atriplex*, *Spinacia*, etc., nous avons vu au chapitre précédent que les faisceaux primaires, toujours très nombreux, ne se disposent pas sur un même cercle, en section transversale. Un certain nombre d'entre eux se trouvent toujours internes par rapport aux autres. Cette disposition influe sur les formations libéro-ligneuses postérieures.

Beta vulgaris L. — Suivons par des coupes transversales l'accroissement de la tige en considérant des entrenœuds successifs de l'axe floral chez le *B. vulgaris*.

De très bonne heure, l'assise génératrice libéro-ligneuse fonctionne dans chaque faisceau, en outre des cloisonnements tangentiels s'établissent de suite entre les faisceaux dans les cellules sous-péricycliques et péricycliques.

Le péricycle, simple au début, se trouve bientôt formé de deux à trois assises de cellules, dont les plus internes constituent l'assise génératrice, en continuité avec le méristème intrafasciculaire.

Dans la Betterave cultivée, de même que dans le *Beta cycla*, le *B. maritima*, cet état persiste peu de temps. En effet, on voit bientôt que le nombre des vaisseaux dans l'intérieur des faisceaux normaux n'augmente plus dans chaque série radiale : l'assise génératrice a cessé de fonctionner en ces points.

Mais son activité se poursuit latéralement aux faisceaux, et par suite, ces derniers se trouvent bientôt recouverts par

(1) Volkens, *loc. cit.*, p. 41.

les arcs générateurs qui se forment extérieurement à eux.

L'assise génératrice, devenue à nouveau continue, est alors en partie normale, en partie péricyclique. Elle fonctionne de la même manière que nous l'avons vu précédemment, en donnant du parenchyme ligneux et en certains points des faisceaux libéro-ligneux. Plus tard, elle devient entièrement péricyclique.

Généralement, le débordement de l'assise génératrice sur le liber ne se fait pas simultanément de chaque côté du faisceau. M. Hérail(1), qui considère ce fait comme général, dit à ce sujet : « Le méristème interfasciculaire se prolonge en dehors du liber, mais d'un seul côté seulement, puis, peu à peu, le cloisonnement gagne dans le péricycle jusqu'au moment où il se rejoint avec le méristème interfasciculaire du côté opposé. Ainsi, jamais le débordement du méristème en dehors du liber par l'intermédiaire du péricycle n'a lieu des deux côtés du faisceau à la fois ; jamais non plus le péricycle ne se cloisonne en dehors du contact du méristème interfasciculaire. »

Je suis tout à fait d'accord avec M. Hérail pour toutes les plantes que j'étudie dans ce paragraphe, et chez lesquelles les faisceaux ont une marche ondulée.

Considérons en effet les schémas de la figure 17 (p. 206). Quand l'assise génératrice cessera de fonctionner dans les faisceaux tels que β'_3 et b'_3 par exemple (schéma 1), le débordement de l'assise génératrice de chaque côté de ces faisceaux ne se fera pas simultanément.

C'est ce que montre la figure relative au *B. maritima* (Pl. VIII, fig. 1). On y voit que l'assise génératrice, *ag*, a donné, à droite du faisceau F, un nombre de cellules beaucoup plus grand que du côté gauche. Ce faisceau F est déjà recouvert par des formations postérieures qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice qui se rétablit en dehors de lui.

J'ai représenté une disposition du même genre chez le

(1) Hérail, *loc cit.*, p. 246.

Chenopodium album (Pl. VII, fig. 5). Les deux faisceaux libéro-ligneux F et F′ sont disposés comme les faisceaux précédents b'_3 et β'_3 de la figure 17-1. L'assise génératrice établie d'abord dans ces faisceaux et dans leur intervalle, a fonctionné davantage dans l'intervalle, en sorte que bientôt l'assise *ag* s'est trouvée un peu externe par rapport aux deux faisceaux F et F′. Pendant un certain temps elle est restée en relation avec eux, par ceux de leurs bords tournés l'un vers l'autre, comme le montre la direction des cloisonnements en ces deux points; mais cet état n'a pas persisté, et gagnant chacun des deux autres bords par des cloisonnements péricycliques extérieurs au liber, elle est parvenue à recouvrir complètement les deux faisceaux en les débordant par un côté seulement.

Cette disposition est très fréquente chez les plantes pour lesquelles nous avons constaté une marche des faisceaux nettement ondulée. Mais, chez les autres, telles que les *Salicornia*, *Salsola*, *Obione*, je n'ai pu retrouver la même disposition. J'ai montré, au début de ce chapitre, que chez l'*O. portulacoides* en particulier (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3), les premiers cloisonnements péricycliques qui se font à l'extérieur d'un faisceau sont situés au dos du liber. Ils gagnent de là progressivement à gauche et à droite, pour se joindre simultanément aux deux bords libres de l'assise génératrice. La différence entre ces deux processus n'a d'ailleurs qu'une importance secondaire, et le résultat est analogue dans l'un et l'autre cas.

Dans tous les exemples que nous avons étudiés jusqu'à présent, l'assise génératrice libéro-ligneuse, qui fonctionne d'abord dans l'intérieur des faisceaux libéro-ligneux primaires, conserve son activité pendant un temps très court C'est ce que nous avons constaté chez les *Obione*, *Salicornia*, *Beta*.

Un certain nombre d'espèces présentent à ce point de vue un intérêt tout spécial : Chez le *Spinacia oleracea*, le *S. spi-*

nosa, et particulièrement chez le *Beta trigyna*, l'assise génératrice libéro-ligneuse normale fonctionne très longtemps, aussi bien dans l'intérieur des faisceaux que dans leur intervalle. Ce n'est que très tardivement, lorsque, chez ces plantes annuelles, la végétation est très avancée, que l'on voit, en certains points correspondant aux faisceaux primaires, l'assise génératrice cesser de fonctionner ; des cloisonnements établis dans le péricycle, au dos du liber, viennent alors réunir les deux bords restés libres de l'assise normale.

Ce fait est d'autant plus curieux que, chez ces mêmes plantes, la racine s'accroît par des formations péricycliques qui se produisent d'une manière très précoce, comme dans la racine du *B. trigyna*, par exemple. Il existe donc à ce point de vue, chez ces espèces, une différence très nette entre la racine et la tige.

II. — L'accroissement de la tige se produit par des cercles générateurs successifs.

Je n'ai rencontré cette disposition chez les tiges des plantes que j'ai étudiées que dans les genres *Kochia* et *Camphorosma*.

Pour le genre *Camphorosma* en particulier, les auteurs antérieurs à M. Volkens ont admis que la tige s'accroissait par des formations libéro-ligneuses normales, faisant par suite une exception aux autres plantes de la famille. M. Volkens le premier a signalé la raison de cette erreur (1). Il a constaté qu'il se produit, comme dans les autres Chénopodiacées, un cambium secondaire extra-libérien, mais que sa formation est très tardive, ce qui explique qu'elle ait échappé aux observateurs précédents.

Nous avons vu, en étudiant la marche des faisceaux, quelle était la structure de la tige jeune du *C. monspeliacum*.

L'accroissement en diamètre se fait d'abord par le fonc-

(1) Volkens, *loc. cit.*, p. 43.

tionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale : les formations ligneuses ainsi formées sont constituées par des vaisseaux disposés en files radiales, plongés dans un parenchyme ligneux formé principalement de fibres très résistantes. Chaque faisceau est séparé de son voisin par un rayon médullaire étroit n'ayant qu'une ou deux épaisseurs de cellules. Toute cette région de la tige offre une grande dureté. En dehors du bois, le liber secondaire normal constitue un cercle à peu près continu (fig. 19).

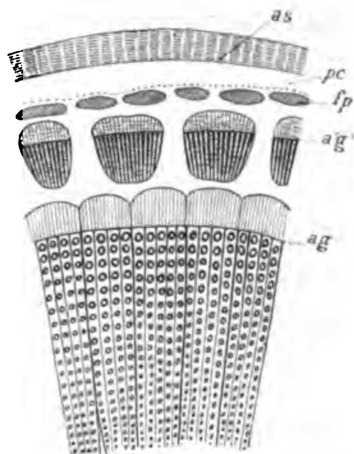


Fig. 19. — *Camphorosma monspeliacum* L. — Section transversale d'une tige âgée. — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse normale ; *a'g'*, assise génératrice anormale ; *fp*, fibres péricycliques ; *pc*, parenchyme cortical ; *as*, assise subéro-phellodermique.

Extérieurement au liber, se trouvent des fibres péricycliques qui s'isolent en îlots durant l'accroissement en diamètre. Pour suivre cet accroissement, le parenchyme cortical et l'endoderme multiplient leurs cellules par des cloisonnements désordonnés, car l'assise subéro-phellodermique s'établit dans la couche sous-épidermique, et laisse persister le parenchyme cortical.

Durant les deux ou trois premières années, la tige s'accroît ainsi d'une manière normale.

Vers la troisième année de végétation, l'assise libéro-ligneuse cesse de fonctionner sur tout son pourtour. Il s'établit alors, extérieurement au liber, et entre ce dernier et les fibres péricycliques, un nouveau cercle générateur complètement indépendant du précédent. Son fonctionnement donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux séparés par des rayons médullaires parenchymateux et très larges qui s'arrêtent aux formations normales (fig. 19).

Plus tard, de nouveaux cercles s'établissent, indépendants les uns des autres, comme M. Van Tieghem le décrit dans son *Traité de Botanique* (1), de telle sorte que la structure de la tige est analogue à celle de la racine de la même plante.

Il en est de même dans le genre *Kochia* (*K. prostrata* Schrad., *K. arenaria* Roth).

M. Gheorghieff s'est étendu longuement sur la tige des plantes de ce genre, et les figures schématiques qu'il donne à ce sujet en montrent bien la structure.

RÉSUMÉ DE LA SECONDE PARTIE

La *course longitudinale* des faisceaux primaires présente deux dispositions :

Dans un premier cas, les faisceaux restent toujours *sensiblement à la même distance* de l'axe de la tige, et leur marche est à peu près rectiligne. Les faisceaux foliaires persistent alors peu de temps dans le cylindre central, et se rendent directement dans les feuilles auxquelles ils sont destinés.

Dans un second cas, les faisceaux *s'éloignent et se rapprochent* alternativement de l'axe, de sorte que leur marche est très *sinueuse*. Les faisceaux foliaires persistent alors durant plusieurs entrenœuds dans le cylindre central avant de passer dans les feuilles, et marchent parallèlement aux faisceaux caulinaires dont ils proviennent. Sur une coupe transversale, un certain nombre de faisceaux se trouvent toujours *internes* et *déviés obliquement* par rapport aux autres.

L'*accroissement* en diamètre de la tige se produit par des formations libéro-ligneuses normales et par des formations péricycliques, comme l'ont indiqué MM. Morot et Hérail. Le plus fréquemment, c'est le méristème primitif qui fonc-

(1) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1898, p. 221.

tionne irrégulièrement. Il se déplace vers la périphérie en s'unissant à des arcs péricycliques formés à l'extérieur des faisceaux libéro-ligneux déjà constitués, et devient ensuite entièrement péricyclique (*Obione*, *Salicornia*, *Beta*, *Chenopodium*, etc.).

Très rarement il se produit des méristèmes indépendants les uns des autres, formant des cercles successifs de plus en plus extérieurs, et ne commençant à s'établir que tardivement (*Kochia*, *Camphorosma*).

La zone d'accroissement, que l'on considère une région d'origine normale ou une région d'origine péricyclique, fonctionne en *donnant des éléments de même nature* : elle produit par son bord interne un parenchyme abondant et des faisceaux ligneux ; et, par son bord externe, des massifs libériens vis-à-vis des faisceaux ligneux, avec très peu, ou souvent pas du tout, de cellules parenchymateuses entre les îlots libériens.

Lorsque la marche des faisceaux primaires est *rectiligne*, les arcs qui s'établissent à l'extérieur des massifs libériens sont *symétriques par rapport à l'axe* des faisceaux ; ils s'étendent également de part et d'autre, et arrivent à recouvrir simultanément les deux bords, pour se réunir au méristème interfasciculaire.

Lorsque la marche des faisceaux primaires est *ondulée*, ces faisceaux étant souvent déviés obliquement, les arcs qui s'établissent à l'extérieur des massifs libériens *ne sont pas symétriques par rapport* à l'axe du faisceau ; ils prennent naissance vers le méristème interfasciculaire, contre le bord le plus interne du liber, et débordent latéralement à l'extérieur du faisceau pour atteindre définitivement l'autre côté, produisant de la sorte une véritable boucle dans l'assise génératrice.

TROISIÈME PARTIE

PASSAGE DE LA RACINE A LA TIGE

L'union de la racine à la tige se fait par une région que l'on connaît sous le nom d'*axe hypocotylé*.

Cet axe comprend deux parties. En effet, dans le haut, la structure est analogue à celle de la *tige*, les faisceaux ligneux sont centrifuges, superposés au bord interne des faisceaux libériens, formant avec eux des faisceaux libéro-ligneux; dans le bas, la structure du cylindre central correspond à celle de la *racine*, les faisceaux ligneux sont centripètes, libres et alternes côte à côte avec les faisceaux libériens.

M. Van Tieghem (1) dit à ce sujet: « L'hypocotyle comprend toute la région de l'embryon située entre le nœud cotylédonaire, au-dessus duquel se trouve la gemmule, et le premier cloisonnement tangentiel de l'épiderme, au-dessous duquel s'étend la radicule. L'hypocotyle présente donc deux parties : en haut, c'est la base de la tige, que, suivant l'usage, nous nommerons la *tigelle* ; en bas, c'est la base à épiderme simple de la racine, que nous désignerons sous le nom de *rhizelle*. La rhizelle et la radicule composent la racine, comme la tigelle et la gemmule constituent la tige. »

On sait (2) que parfois la structure de la tige n'est établie qu'au delà des cotylédons (*Vicia sativa*, *Ervum Lens*, etc.).

(1) Van Tieghem, *L'axe hypocotylé chez les Phanérogames* (Journ. de Bot., 1891, p. 426).

(2) Goldsmith, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte Fibrovasalmassen in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen* (Zurich, 1876. Thèse inaugurale), et Gérard, *loc. cit.*, p. 75.

Comme cette disposition ne se présente pas dans la famille qui nous occupe, je puis appliquer aux deux parties de l'axe hypocotylé, telles qu'elles sont définies précédemment, les termes de *région rhizellaire* et de *région caulinaire* (1).

La région rhizellaire s'étend donc à la base de l'axe hypocotylé, depuis le premier dédoublement tangentiel de l'épiderme dans l'embryon, jusqu'au point de division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux primaires de la racine; la région caulinaire de cet axe s'étend depuis la limite supérieure de la partie rhizellaire jusqu'au niveau de l'insertion des cotylédons.

La famille des Chénopodiacées présente les trois cas que M. Van Tieghem a constatés en étudiant l'axe hypocotylé :

1° L'allongement de l'axe *porte seulement sur sa région caulinaire*, c'est-à-dire que la rhizelle reste très courte, et qu'alors, presque dès la base, la structure tige commence à s'établir (*Atriplex*, *Salsola*, *Corispermum*).

2° L'allongement de l'hypocotyle *porte sur la région rhizellaire* et *sur la région caulinaire*, de telle sorte que, lorsque l'accroissement est terminé, le passage de la structure racine à la structure tige commence vers le milieu de l'axe (*Chenopodium*, *Blitum*, *Kochia*).

3° L'allongement *porte seulement sur la région rhizellaire*, la *région caulinaire* reste alors très réduite. Dans les genres *Salicornia*, *Roubieva*, *Spinacia*, la rhizelle occupe plus des deux tiers de la longueur de l'axe hypocotylé, les faisceaux de la racine ne commencent à se modifier dans leur disposition que vers le tiers supérieur de cet axe. Mais le genre *Beta* est particulièrement bien caractérisé à ce point de vue, car on sait que la structure de la racine persiste dans ce genre presque jusqu'à l'insertion des cotylédons (2).

Je diviserai cette étude en deux chapitres, correspondant

(1) J'emploie à dessein le mot « *région caulinaire* » pour éviter toute confusion entre les diverses acceptions du mot *tigelle*.

(2) Decaisne, *C. R. Acad. des sc.*, 1838, et Van Tieghem, *Sym. de struct. des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 5e série, t. XIII, 1870).

aux deux cas extrêmes que je viens de signaler. Je n'insisterai pas sur le cas intermédiaire, qui ne présente rien de particulier.

CHAPITRE PREMIER

L'AXE HYPOCOTYLÉ S'ALLONGE SURTOUT DANS SA RÉGION CAULINAIRE.

GENRE ATRIPLEX. — Je prendrai particulièrement comme exemple l'*A. hastata*. Dès la base de l'axe hypocotylé, la structure de la racine se modifie ; par suite, les changements successifs se font sur une région étendue et sont faciles à suivre.

Lorsque l'axe hypocotylé termine son accroissement en longueur, la jeune plante possède déjà une première paire de feuilles bien développées au-dessus des cotylédons. La région hypocotylée, à ce moment, présente environ 4 centimètres de longueur. L'ensemble de la plante est représenté par la fig. 1 (Pl. IX).

Suivons d'abord la marche des faisceaux primaires, libériens et ligneux :

Dans toute la région inférieure de l'axe, entre les niveaux P_1 et P_2 (Pl. IX, fig. 1), la structure de la racine persiste sans modification. Mais vers le niveau P_2 chacun des massifs libériens primaires s'allonge tangentiellement et se divise. Il en est de même des faisceaux ligneux, qui se fractionnent en quatre branches. La partie interne de chacune de ces branches vient s'appliquer contre une région libérienne, de telle sorte que, dès ce niveau, quatre faisceaux libéro-ligneux sont constitués : ce sont les quatre faisceaux caulinaires que nous avons désignés par les numéros 1, 3, 4, 6, dans l'étude de la tige (fig. 4 et 7, Pl. IX, et fig. 16).

Ces faisceaux marchent d'abord parallèlement, puis se divisent vers le niveau P_3 (Pl. IX, fig. 5).

Des coupes en séries pratiquées vers ce point montrent

en effet que chaque faisceau caulinaire émet successivement une branche à sa gauche et une à sa droite : le faisceau 1, par exemple, émet les branches 2 et c_1, le faisceau 3 les branches 2′ et c_1' (Pl. IX, fig. 5), en sorte que la coupe transversale vers le niveau P_3 possède douze faisceaux. Les faisceaux c_1 et c_1' de même que c_2 et c_2', iront dans les cotylédons C_1 et C_2, les huit autres 1, 2, 2′, 3, 4, 5, 5′, 6 constituent le système vasculaire de la tige, et se comportent comme nous l'avons vu précédemment (fig. 16).

Étudions maintenant l'accroissement en diamètre de l'axe hypocotylé en examinant des échantillons de plus en plus âgés.

Le péricycle se cloisonne de bonne heure et donne, au dos de chacun des massifs libériens primaires, quelques fibres péricycliques qui constituent deux massifs dans la racine, et quatre dans l'axe hypocotylé, lorsque les faisceaux libéro-ligneux sont formés (*fp*, Pl. IX, fig. 3).

La région rhizellaire de l'axe s'accroît en diamètre comme la racine, d'après le mode que nous avons indiqué précédemment, tout en ne présentant pas néanmoins l'asymétrie de structure de la racine.

Dans la région caulinaire, des modifications se produisent. En effet, le cylindre central comprend quatre massifs libéro-ligneux : deux d'entre eux sont destinés à passer dans les cotylédons, et comprennent l'un les faisceaux c_1 et c_2, l'autre les faisceaux c'_1 et c'_2. Les deux autres, intermédiaires, sont les faisceaux de la tige.

Ils ne se comportent pas, les uns et les autres, de la même manière. Les arcs N_3 et N_4 qui se développent dans le péricycle, chacun dans l'intervalle des faisceaux, c_1 et c_2 d'un côté, c'_1 et c'_2 de l'autre, prennent de moins en moins de développement quand on gagne vers les cotylédons, et même n'apparaissent pas du tout dans ces derniers.

Les arcs A_1 et A_2, situés chacun respectivement entre les faisceaux c_1 et c_1', de même que entre c_2 et c'_2, continuent,

comme dans la racine, à s'établir de très bonne heure dans l'axe hypocotylé tant que les faisceaux destinés à la tige ne sont pas formés (Pl. IX, fig. 3). Ils prennent naissance chacun en un seul point situé vers le milieu de l'intervalle laissé par les faisceaux cotylédonaires. Mais plus haut dans l'axe, en P_3 et en P_4 (Pl. IX, fig. 1-7), ils se produisent extérieurement aux faisceaux 2, 2', 5, 5', destinés à la tige. Au lieu de débuter en un seul point ils présentent alors chacun trois centres de développement, en sorte que chacun des arcs A_1 et A_2 se trouve divisé de la même manière. Plus haut, de nouvelles divisions se produisent, et vers l'insertion des cotylédons, les arcs A_1 et A_2, très étendus tangentiellement à l'extérieur des faisceaux de la tige, envahissent tout l'intervalle laissé par les faisceaux cotylédonaires. Ces arcs ne tardent pas à se développer au delà des cotylédons, et, par suite, ce sont eux qui constituent le début des formations péricycliques dans la tige.

J'ai cherché à figurer d'une manière schématique la marche des faisceaux dans l'axe hypocotylé (Pl. IX. fig. 7), en représentant, aux différents niveaux, le début des formations péricycliques. Ce schéma ne saurait être absolument conforme à la réalité, puisque les formations sont déjà très développées vers le bas de l'axe, alors qu'elles ne font que commencer à s'établir vers le haut. Au dessous de P_1 se rencontre la structure de la racine avec les deux faisceaux ligneux primaires *fb*, *fb'* et les deux faisceaux libériens *fl*, *fl'*. Par leur dédoublement, les quatre faisceaux libéro-ligneux 1, 3, 4, 6 sont formés (P_2). Ils émettent vers le haut de l'axe, en P_3, successivement les faisceaux 2 et 2' ainsi que 5 et 5' destinés aux premières feuilles, et les faisceaux c_1, c_1', c_2, c_2' destinés aux cotylédons.

Les arcs d'origine péricyclique A_1 et A_2 dans la racine, se divisent, d'abord en trois branches vers le niveau P_3, puis en un plus grand nombre vers P_4, pour se joindre finalement aux formations péricycliques de la tige. Au contraire, les arcs N_3 et N_4 diminuent d'importance à mesure que l'on

s'élève dans l'axe vers les cotylédons, dans l'intérieur desquels ils ne se produisent pas.

Le passage de la racine à la tige a déjà été étudié par M. Gérard (1) chez l'*A. hastata*, dans son travail sur l'union de la racine à la tige. J'ai choisi néanmoins cet exemple, chez lequel j'ai étudié précédemment la structure de la racine et celle de la tige, afin de préciser l'union qui existe entre les faisceaux cotylédonaires et foliaires, et afin de suivre, dans cet axe, le développement des formations péricycliques.

Postérieurement au travail de M. Gérard, la question a été reprise chez l'*A. hortensis*, par M. Dangeard (2). Je ne puis être de l'avis de ce savant quand il dit : « les faisceaux foliaires ne viennent pas s'anastomoser avec les faisceaux cotylédonaires, et il est impossible d'admettre une transformation des faisceaux ligneux de la racine en faisceaux de la tige, en l'expliquant par une rotation de 180° de ces faisceaux ».

La structure chez l'*A. hortensis* est tout à fait analogue à celle que je viens d'étudier en détail, et chez laquelle j'ai précisé les relations entre les différents appareils vasculaires. Je me suis étendu assez longuement sur cette structure pour ne pas y revenir ici.

Chez les autres espèces d'*Atriplex* (*A. crassifolia*, *A. hortensis*, *A. nitens*, *A. rosea*, etc.) le passage de la racine à la tige s'effectue de la même manière, la structure de la racine se modifiant dès la base de l'axe hypocotylé.

Salsola kali L. — La rhizelle occupe environ le tiers inférieur de l'axe. Dans cette région l'accroissement se fait comme dans la racine. Chez cette espèce, qui appartient au groupe des Spirolobées, l'asymétrie de structure de la racine se manifeste dans la rhizelle : les formations libéro-ligneuses y

(1) Gérard, *Passage de la racine à la tige* (Ann. Sc. nat. Bot., 1881, p. 116).
(2) Dangeard, *Recherches sur le mode d'union de la tige à la racine*. (Le Botaniste, 1889).

affectent une disposition spiralée. Au contraire nous avons vu que, dans le genre *Atriplex*, qui appartient au groupe des Cyclolobées, l'apparence spiralée, quand elle existe dans la racine, ne se manifeste plus dans la rhizelle. Cette disposition concorde avec ce que nous avons constaté pour la position de l'embryon dans la graine. La compression exercée par les cotylédons n'est pas en effet limitée, chez les Spirolobées, à l'extrémité de la radicule, comme chez les Cyclolobées ; elle se produit également sur toute la région hypocotylée.

Suivons sur des échantillons très jeunes (Pl. X, fig. 1) la marche des faisceaux normaux dans l'axe hypocotylé, en laissant pour le moment de côté les formations postérieures ; nous verrons ensuite comment se produit l'accroissement en diamètre aux différents niveaux de l'axe.

Les faisceaux libériens et ligneux primaires se dédoublent et les différentes parties se rapprochent deux à deux pour former, comme dans le cas précédent, les quatre faisceaux libéro-ligneux que nous avons désignés précédemment par les notations 1, 3, 4, 6. Cet état ne persiste pas, car les faisceaux cotylédonaires prennent immédiatement naissance, en même temps que les faisceaux 1 et 3 d'une part, 4 et 6 de l'autre, s'unissent deux à deux (Pl. X, fig. 1-2).

Remarquons que cette union des faisceaux caulinaires est analogue à ce que nous avons constaté dans la tige, en étudiant la marche des faisceaux chez le *S. Soda* (fig. 11-12).

Vers le haut de l'axe hypocotylé, un peu au-dessous de l'insertion des cotylédons, les deux massifs vasculaires se divisent chacun en trois branches, ce qui constitue les six faisceaux de la tige (Pl. X, fig. 3) dont nous connaissons la course longitudinale (*S. Soda*, fig. 12).

L'accroissement en diamètre se produit dans la rhizelle de la même manière que dans la racine. Néanmoins l'asymétrie de structure se manifeste un peu différemment. Reprenons, en effet, les désignations que nous avons adoptées en étudiant la racine du *S. Kali* et comparons la disposition

représentée par la figure 4 à ce que nous trouvons ici (Pl. X, fig. 5).

Nous voyons que, dans la rhizelle, l'arc N_3, tout en restant en relation avec l'arc N_1, s'éloigne par son autre extrémité de l'arc N_2 et vient sur le prolongement de A_2. Dans la racine, au contraire, les trois arcs N_1, N_3 et N_2 restaient sur le prolongement les uns des autres (fig. 4). Il en résulte que, au lieu de constituer une spirale simple comme dans la racine, les formations libéro-ligneuses prennent, dans la rhizelle, la disposition de deux spirales emboîtées l'une dans l'autre et formées, l'une par la suite des arcs N_1, N_3, A_2, A_4, etc., l'autre par N_2, N_4, A_1, A_3, A_5, etc.

A mesure que l'on s'élève dans l'axe hypocotylé, les arcs N_3 et N_4 prennent de moins en moins de développement. Quant aux arcs A_1 et A_2, ils se fractionnent comme dans le cas précédent, en présentant trois centres de développement dès le niveau P_3 (Pl. X, fig. 1-6), puisque le système vasculaire destiné à la tige est déjà constitué en ce point.

En considérant un même niveau, soit P_2, sur des échantillons successivement de plus en plus âgés, nous voyons chacun des centres de développement s'étendre tangentiellement, en sorte que, s'unissant les uns aux autres, ils constituent une assise génératrice complète qui entoure tout le cylindre central, ainsi que les arcs N_3 et N_4, et qui fonctionne comme dans la tige (Pl. X, fig. 2').

Ce sont donc les arcs A_1 et A_2 de la racine qui se joignent, comme dans le cas précédent, aux formations péricycliques de la tige. Les arcs N_3 et N_4, au contraire, diminuent à mesure que l'on s'élève dans l'axe et n'existent pas du tout au niveau de l'insertion des cotylédons (Pl. X, fig. 6).

Chez les autres espèces du genre *Salsola* (*S. Soda*, *S. vermiculata*) ainsi que chez les *Suæda*, le passage de la racine à la tige s'effectue de la même manière.

Il en est de même dans les genres *Chenopodium*, *Blitum*, *Roubieva*, chez lesquels la limite de la rhizelle se trouve située vers le milieu de l'axe hypocotylé.

CHAPITRE SECOND

L'AXE HYPOCOTYLÉ S'ALLONGE SURTOUT DANS SA RÉGION RHIZELLAIRE.

BETA VULGARIS L. — Étudions un échantillon chez lequel l'axe épycotylé, à peine développé, n'est représenté que

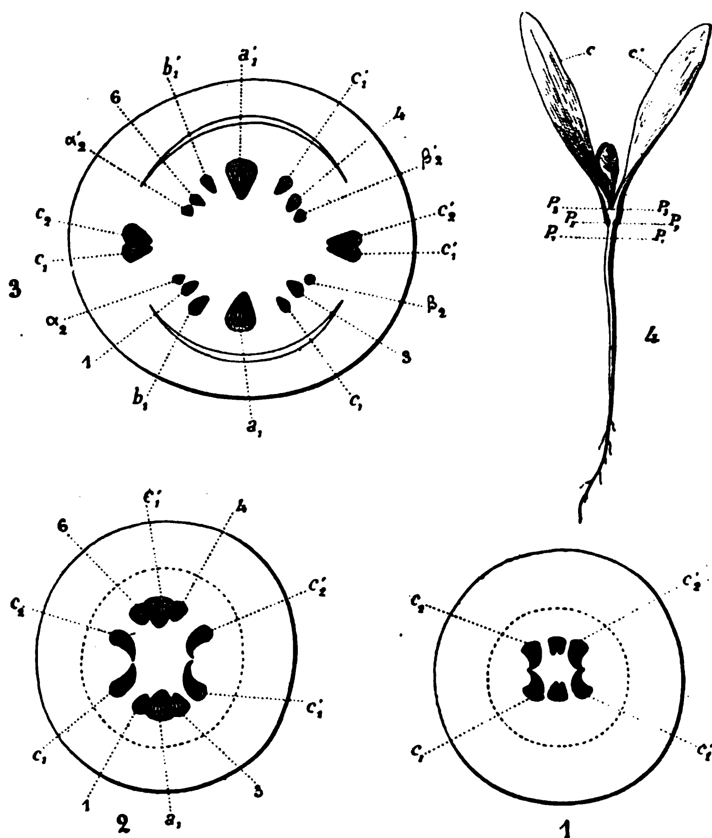


Fig. 20. — *Beta vulgaris* L. — 1, 2, 3, sections transversales correspondant aux niveaux P_1, P_2, P_3 de la figure 4; 4, plantule de *B. vulgaris*. — Le cercle en pointillé représente la limite de l'écorce (1).

par de très jeunes feuilles, cet axe n'ayant pas encore

(1) La figure 20, 2 porte, par inadvertance, c'_1 à la place de a'_1 entre les faisceaux 4 et 6.

atteint son accroissement complet en longueur (fig. 20, 4).

Nous savons, par des travaux antérieurs, que la région à structure caulinaire est réduite à la partie supérieure de l'axe hypocotylé. C'est en effet vers P_1 que se produit le passage de la structure racine à la structure tige.

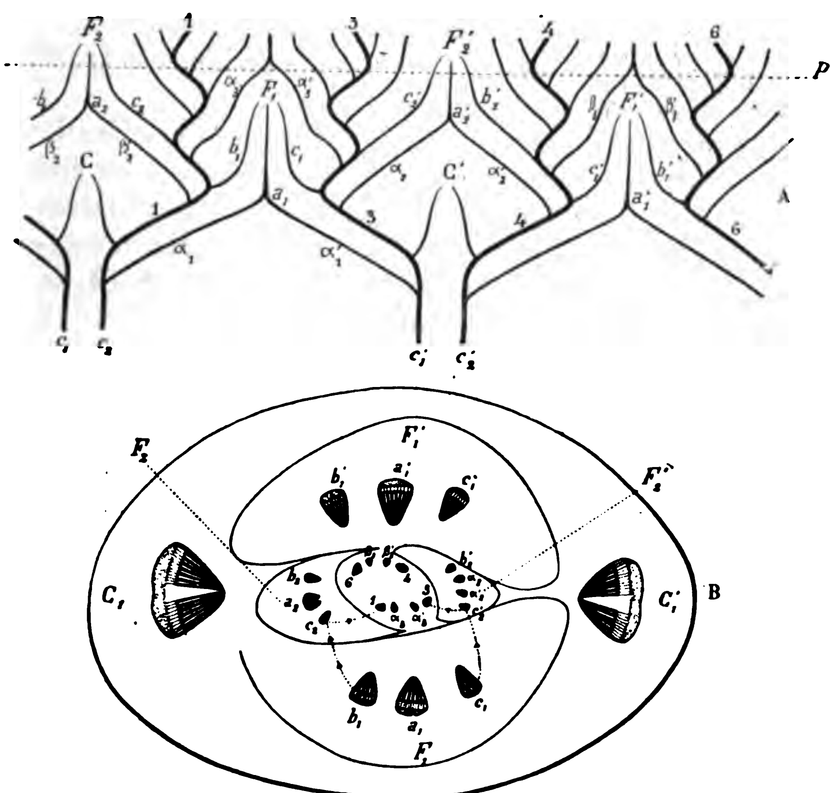


Fig. 21. — *Beta vulgaris* L — A, course des faisceaux vers le niveau de l'insertion des cotylédons C_1, C'_1, et un peu au-dessus de cette insertion, chez une jeune plantule ; B, section transversale schématique faite au niveau P de la figure A. — Mêmes lettres que dans la figure 20.

Immédiatement au-dessus du point de division des faisceaux libériens et ligneux de la racine, le cylindre central (fig. 20, 1), présente six massifs vasculaires formés par les quatre faisceaux cotylédonaires et par les faisceaux de la tige. Les faisceaux cotylédonaires s'inclinent brusquement

pour passer dans les cotylédons, c_1 et c_2 se rapprochant l'un de l'autre, de même que c_1' et c_2'. Les faisceaux de la tige s'étendent tangentiellement et se fractionnent chacun en trois branches qui constituent les faisceaux caulinaires 1, 3, 4, 6 et les faisceaux a_1 et a_1', destinés aux feuilles F_1 et F_1' (fig. 20, 2).

La marche des faisceaux primaires est donc analogue à ce que nous avons vu dans les exemples précédents, mais elle est plus difficile à suivre parce que les divisions se produisent sur une très faible étendue de l'axe.

Au niveau de la sortie des cotylédons, des modifications surviennent ; en effet, les faisceaux caulinaires 1, 3, 4, 6 émettent de suite plusieurs branches. C'est ainsi que le faisceau 1 (fig. 20, 3) émet, pour la feuille F_1, la branche b_1 du côté de a_1, et, pour la feuille F_2, la branche α_2 du côté opposé. Les faisceaux 3, 4 et 6 se comportent de même.

Ces divisions se produisant très rapidement, il en résulte que, vers ce même niveau, c'est-à-dire vers l'insertion des cotylédons, lorsque la plante est un peu plus développée et possède déjà six feuilles, nous avons la disposition figurée par le schéma voisin (fig. 21, B) qui met en évidence les divers groupes de faisceaux destinés respectivement aux cotylédons et aux feuilles suivantes.

J'ai cherché aussi à représenter la course longitudinale des faisceaux, en les supposant ramenés sur un même cylindre qui serait ensuite déroulé sur un plan (fig. 21, A). Cette figure, toute schématique, peut s'interpréter facilement, grâce à la section transversale voisine.

L'accroissement en diamètre, dans la région rhizellaire, se produit de la même manière que dans la racine. Il en est de même sur toute la longueur de l'axe hypocotylé, tant que les faisceaux foliaires ne sont pas constitués ; mais vers le niveau correspondant aux schémas 2 et 3 (fig. 20), le premier cercle d'origine péricyclique se fractionne en arcs disposés à l'extérieur des faisceaux foliaires ; les formations postérieures s'établissent de même en constituant des arcs successifs comme dans la tige.

Le changement dans le mode d'accroissement de la racine et de la tige débute donc uniquement dans le haut de l'axe hypocotylé, très près de l'insertion des cotylédons. Dans le pétiole de ces derniers, des formations péricycliques apparaissent, mais se produisent très tardivement : elles se manifestent seulement par quelques cloisonnements tangentiels

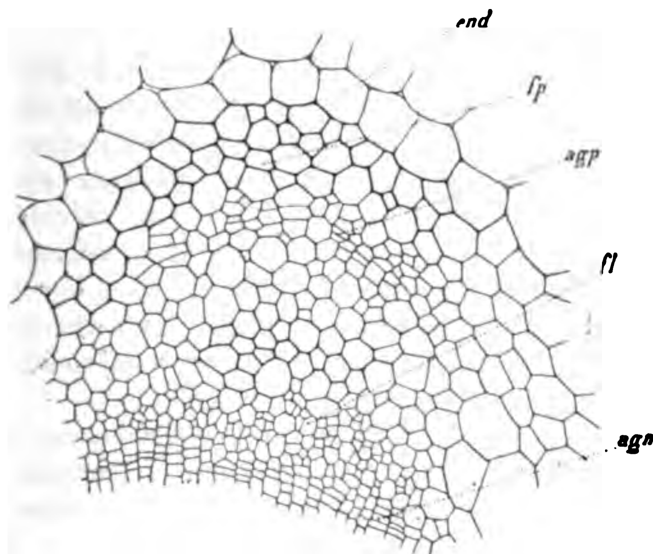


Fig. 22. — Région péricyclique extérieure à un faisceau libéro-ligneux dans un pétiole du *B. vulgaris*, montrant le début des formations anormales ; *end*, endoderme ; *fp*, fibres péricycliques ; *agp*, assise génératrice péricyclique ; *agn*, assise génératrice normale ; *fl*, faisceau libérien.. — Gr. = 285 d.

qui prennent peu de développement. Il en est de même dans les feuilles, contrairement à ce que nous avons vu dans les exemples précédents (*Atriplex*, *Salsola*) chez lesquels ces formations ne prennent pas naissance. Dans la Betterave cultivée les feuilles qui se produisent durant la première année prennent un grand développement et possèdent, à la fin de leur croissance, des arcs générateurs péricycliques établis au dos des massifs vasculaires (fig. 22).

RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE

Le passage de la structure de la racine à celle de la tige s'effectue chez les Chenopodiacées en des points très différents de l'axe hypocotylé.

Dans les genres *Atriplex*, *Salsola*, *Suæda*, le passage se produit dans la région inférieure de cet axe ; au contraire, dans les genres *Beta*, *Spinacia*, il ne s'effectue que légèrement au-dessous de l'insertion des cotylédons. Les genres *Chenopodium*, *Blitum* offrent des cas intermédiaires.

Les *faisceaux normaux de la racine* se transforment par division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux primaires, et par rotation de ces derniers, de manière à former des faisceaux libéro-ligneux radiaux au nombre de quatre, qui sont les *faisceaux caulinaires* de la tige.

Les *faisceaux cotylédonaires* prennent naissance sur les faisceaux caulinaires en des points qui varient suivant les genres : chez les *Atriplex*, *Blitum*, *Beta*, ils prennent naissance seulement dans le haut de l'axe ; chez les *Salsola*, *Suæda*, ils apparaissent dès la base.

L'*accroissement en diamètre* par les formations péricycliques se produit comme dans la racine, tant que les faisceaux libéro-ligneux ainsi que les faisceaux destinés aux deux premières feuilles ne sont pas constitués. Mais quand ceux-ci sont formés, des différences se produisent entre les arcs péricycliques compris à l'extérieur des faisceaux destinés aux cotylédons, et ceux qui sont extérieurs au système vasculaire destiné à la tige.

Les premiers, en effet, prennent de moins en moins de développement à mesure que l'on s'approche des cotylédons, et, dans le pétiole de ceux-ci, ils ne se développent pas. J'ai montré qu'il y a une exception pour le genre *Beta*, qui présente dans les pétioles des cotylédons et des premières

feuilles un commencement d'arcs générateurs d'origine péricyclique.

Les seconds, au lieu de ne présenter au début de leur formation qu'un seul centre de développement, comme dans la racine, en présentent d'abord trois, puis davantage dans le haut de l'axe. Ils se fractionnent donc en plusieurs branches qui se continuent au-dessus des cotylédons et se joignent aux formations correspondantes de la tige.

L'*asymétrie de structure*, que j'ai constatée dans la racine, existe parfois encore dans la rhizelle (chez les Spirolobées), mais ne se manifeste plus dès que les faisceaux libéro-ligneux destinés à la tige sont formés.

CONCLUSIONS

L'ensemble de ces recherches m'a conduit à des résultats que j'ai déjà consignés dans les résumés placés à la fin de chaque partie. Je rappellerai ici les principales conclusions que je puis déduire de ce travail :

En faisant l'étude de la racine, j'ai été amené à distinguer dans les formations libéro-ligneuses deux dispositions différentes : tantôt *la structure est symétrique*, tantôt *elle est asymétrique*.

L'asymétrie de structure consiste en ce que, dès le début des formations primaires, les deux massifs libériens se développent inégalement de part et d'autre de la lame vasculaire primaire. En outre, les deux faisceaux ligneux qui constituent cette lame vasculaire, au lieu d'être exactement dans le prolongement l'un de l'autre, se trouvent un peu courbés autour du massif libérien le plus petit.

Cette asymétrie se développe durant les formations secondaires normales, puis durant les formations péricycliques; elle donne en coupe transversale à l'ensemble des formations libéro-ligneuses une apparence spiralée toute particulière.

Une division des Chénopodiacées établie sur ce caractère m'a conduit à ne ranger, dans une première section, que des plantes appartenant au groupe des Cyclolobées. Dans une seconde section se trouvent des plantes appartenant au groupe des Cyclolobées et à celui des Spirolobées.

Il existe donc, à ce point de vue, un caractère qui divise les Cyclolobées en deux sections. C'est l'étude de la racine primaire, puis celle de la radicule dans l'embryon, qui m'ont amené à constater que, *dans tous les cas où*, *dans*

l'embryon, la radicule ne se trouve pas en contact avec les cotylédons, la structure ultérieure de la racine est symétrique. Dans les cas contraires, la structure est asymétrique.

Je puis résumer ces dispositions par le tableau suivant :

Radicule se dévelop-pant *librement* dans la graine...........	La *structure de la racine est symétrique*.................	*Cyclolobées.*
Radicule *gênée* durant son développement dans la graine.....	La *structure de la racine est asymétrique*. Les formations libéro-ligneuses prennent une disposition spiralée..........	*Spirolobées.*

Cette concordance entre la position de l'embryon dans la graine et la structure ultérieure de la racine est intéressante à un autre point de vue : elle montre *l'importance que peut prendre, durant tout le développement de la plante, une action qui reste limitée à une période de temps relativement très courte.*

Moquin-Tandon avait déjà remarqué que chez les diverses espèces des genres *Salicornia*, *Chenopodium*, etc., l'embryon est parfois annulaire, parfois presque annulaire. Chez certaines Chénopodiacées (*Salsola*, *Haloxylon*), de Bary avait signalé une structure spiralée dans les formations libéro-ligneuses. Mais la relation de cause à effet entre ces deux particularités n'avait pas encore été mise en évidence.

Une division basée sur ce caractère ne peut pas être utilisée comme caractère générique, mais bien comme caractère spécifique. En effet, cette différence de structure sépare souvent les espèces d'un même genre : il en est ainsi pour les genres *Atriplex*, *Salicornia*, *Chenopodium*. Ce caractère peut donc permettre de distinguer, dans un même genre, des espèces quelquefois insuffisamment caractérisées par les organes extérieurs.

L'accroissement de la racine, de même que celui de la tige, se produit, comme on le sait, par la production de

formations secondaires anormales, d'origine péricyclique, qui succèdent aux formations secondaires normales. Il existe à ce point de vue chez les Chénopodiacées des dispositions très différentes :

Parfois l'accroissement en diamètre se produit par une assise génératrice qui s'éloigne de l'axe d'une manière inégale en ses différents points, cessant de fonctionner en certaines places, tout en demeurant active sur le reste de son pourtour. L'assise génératrice normale s'unit alors à des arcs péricycliques très réduits : elle devient en partie normale, en partie péricyclique, puis entièrement péricyclique.

Parfois l'accroissement en diamètre se produit par des assises génératrices successives et indépendantes les unes des autres, constituant des cercles générateurs concentriques.

Dans la racine, c'est ordinairement cette dernière disposition que l'on rencontre (*Beta*, *Blitum*, *Kochia*, etc.).

Dans la tige, au contraire, cette structure est rare ; et, quand elle se produit, les cercles anormaux s'établissent très tardivement (*Camphorosma*). Le plus souvent, l'accroissement se produit par des arcs générateurs de plus en plus extérieurs, se reliant les uns aux autres par l'intermédiaire de l'assise génératrice normale (*Obione*, *Salicornia*).

De là, il résulte forcément que, chez un certain nombre de plantes de cette famille, la racine s'accroît par des cercles générateurs, alors que la tige de la même espèce ne présente que des arcs plus ou moins étendus tangentiellement. C'est ce qui se produit chez les genres *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, ainsi que chez quelques *Chenopodium* (*C. murale*, *C. rubrum*, *C. Bonus-Henricus*, etc.).

On a donc, chez ces plantes, un curieux exemple de *formations secondaires se produisant par un mécanisme différent dans la tige et dans la racine de la même espèce.*

En outre, chez certaines espèces telles que le *Beta trigyna*, les *Spinacia* (*S. oleracea*, *S. spinosa*, etc.), les formations péricycliques s'établissent de très bonne heure dans la racine. Au contraire, dans la tige, elles se produisent

très tardivement, parfois même n'arrivent pas à se former durant la période de végétation trop courte chez ces plantes annuelles : l'accroissement se poursuit très longtemps par des formations secondaires normales. Pour certaines espèces, *il n'y a donc pas synchronisme entre l'établissement des formations anormales dans la racine et dans la tige.*

En étudiant la marche des faisceaux dans la tige, j'ai montré que leur *course longitudinale est tantôt rectiligne, tantôt ondulée.*

Dans le premier cas, il existe des dispositions diverses, successivement de plus en plus compliquées chez les *Salicornia*, *Salsola*, *Obione.*

Dans le second cas, on trouve aussi des dispositions variées, beaucoup plus complexes que les précédentes, mais qui, néanmoins, s'en rapprochent à certains égards. J'ai étudié à ce point de vue le genre *Atriplex* et surtout le genre *Beta*, dans lequel la marche des faisceaux primaires se complique par suite du grand nombre de feuilles se développant durant la première année.

Le *passage de la structure racine à la structure tige* s'effectue en des points très différents de l'axe hypocotylé : tantôt près de l'insertion des cotylédons (*Beta, Spinacia, Salicornia*), tantôt vers le milieu (*Chenopodium*, *Blitum*), parfois même tout à fait à la base (*Atriplex*, *Salsola*, *Suæda*).

La division des faisceaux de la racine et la rotation des faisceaux ligneux ayant pour but de constituer les faisceaux de la tige, s'effectuent d'une manière analogue dans les différents cas; seule, la région de l'axe hypocotylé, où ces modifications prennent naissance, est très variable, suivant les genres, dans la feuille que j'étudie.

En suivant, aux différents niveaux de l'axe hypocotylé, le début des formations péricycliques, j'ai montré que les arcs extérieurs aux massifs libériens primaires de la racine, se fractionnent dans la région supérieure de l'axe hypocotylé

en un grand nombre de branches qui viennent s'unir aux formations péricycliques de la tige. Ce sont donc ces deux arcs extérieurs aux massifs libériens primaires de la racine qui correspondent aux premiers arcs péricycliques de la tige.

Ce travail a été fait dans les laboratoires de la Sorbonne et de l'Institut national agronomique. Les cultures ont été exécutées au Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, où j'ai séjourné pendant plusieurs mois.

C'est avec un vif sentiment de reconnaissance que j'adresse à M. Gaston Bonnier, professeur à la Sorbonne, et à M. Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, mes plus vifs remerciements pour les précieux conseils et les nombreux encouragements qu'ils n'ont cessé de me prodiguer durant le cours de ces recherches.

Qu'il me soit permis aussi de remercier MM. Granel et Flahault, professeurs à l'Université de Montpellier, et M. Poisson, assistant au Muséum, auxquels j'ai eu souvent recours, ainsi que tous ceux qui ont bien voulu me procurer des échantillons et des graines.

FIGURES DANS LE TEXTE

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes. — *ap*, assise pilifère; *c*, coiffe; *pc*, parenchyme cortical; *tp*, tissu en palissade; *end*, endoderme; *p*, péricycle ; *fp*, fibres péricycliques; *ph*, phelloderme; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau ligneux primaire; *pl*, parenchyme ligneux; *ls*, liber secondaire; *fl*, faisceau libérien; *fb*, faisceau ligneux; *tp*, tissu palissadique.

PLANCHE V

Fig. 1. — Structure primaire de la racine de l'*Atriplex crassifolia*. Les deux massifs libériens *flp* sont également développés, ainsi que les deux massifs de bois *fbp*. — Gr. = 500.

Fig. 2. — Structure secondaire de la racine de l'*A. crassifolia*. — Gr. = 250 d.

Fig. 3. — Fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans le *Salicornia macrostachya* (Portion de la fig. 1 du texte plus grossie). — Gr. = 500 d.

Fig. 4. — Fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans l'*Obione portulacoides*. — Gr. = 500 d.

PLANCHE VI

Fig. 1-2. — Structure de la racine dans l'*Atriplex hastata*. — 1. Dès le début des formations primaires les deux massifs libériens *flp*,*fl'p* ont un développement inégal. — Gr. = 500 d. — 2. L'asymétrie de structure de la racine est plus accentuée que dans la figure précédente. — Gr. = 150 d.
Fig. 3. — Structure primaire de la racine du *Salicornia herbacea*. — Gr. = 300 d.
Fig. 4. — Structure de la tige du *Salicornia herbacea*. — Gr. = 130 d.
Fig. 5. — *Salicornia herbacea*. Aspect général de la plante jeune.

PLANCHE VII

Fig. 1-4. — Différents états du développement de la racine dans le *Salsola Kali*. — *flp*, faisceau libérien primaire ; *fbp*, faisceau de bois primaire ; *t*, tube criblé ; *a*, *a'*, *a"*, cellules annexes du tube criblé. — Gr. = 285 d.
Fig. 5. — Structure de la tige chez le *Chenopodium album*, montrant le déplacement de l'assise génératrice libéro-ligneuse *ag* par rapport aux faisceaux libéro-ligneux F et F'. — Gr. = 200 d.

PLANCHE VIII

Fig. 1-2-3. — Différents états de la structure de la tige chez l'*Obione portulacoides*, montrant le déplacement vers l'extérieur de l'assise génératrice, *ag*. — Gr. = 500.
Fig. 4. — Structure de la tige du *Beta maritima*. Un faisceau libéro-ligneux est recouvert par les formations péricycliques. — Gr. = 500 d.
Fig. 5. — Structure de la tige du *Salicornia herbacea*. Portion de tige jeune montrant le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse. — Gr. = 500.

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Atriplex hastata*. Ensemble de la plante durant la germination.
Fig. 2-3. — Structure de l'axe hypocotylé chez l'*A. hastata*, à un même niveau P_2, à deux âges différents.
Fig. 4-5-6. — Schémas représentant des sections faites aux différents niveaux P_2, P_3, P_4, de la figure d'ensemble, de l'*A. hastata*.
Fig. 7. — Course longitudinale des faisceaux dans l'axe hypocotylé de l'*A. hastata*.

PLANCHE X

Fig. 1-2-3. — Schémas représentant des sections faites aux niveaux P_3, P_2; P_1 de la figure d'ensemble du *S. Kali* (fig. 4).
Fig. 2'. — Schéma représentant une section faite au niveau P_2 sur un échantillon plus développé.
Fig. 4. — *Salsola Kali*. Ensemble de la plante durant la germination.
Fig. 5. — *S. Kali*. Structure à la base de l'axe hypocotylé sur plante âgée.
Fig. 6. — *S. Kali*. Course longitudinale des faisceaux dans l'axe hypocotylé.

NOUVELLES ÉTUDES

SUR

LA ROUILLE BRUNE DES CÉRÉALES

Par M. JAKOB ERIKSSON (1)

A cause des différences morphologiques et biologiques, l'espèce *Puccinia Rubigo-vera* (D. C.) Wint., connue depuis longtemps dans la littérature, a été divisée en 1894 (Eriksson et Henning, I, 142) en deux espèces bien différentes, *Rouille jaune* (*Puccinia glumarum*), et *Rouille brune* (*P. dispersa*), et dans chacune de ces deux espèces on pouvait distinguer des formes, nommées spécialisées, présentant des différences biologiques.

L'année suivante, après de nouvelles recherches (Eriksson, I, 316), le nombre de ces formes, dans la dernière des deux espèces nommées, fut fixé à quatre et celles-ci ont été divisées en deux séries de la manière suivante :

Série I. — **Æcidium** (*Æcidium Anchusæ*) sur l'*Anchusa arvensis* et l'*A. officinalis*.

1) f. sp. *Secalis* sur le *Secale cereale*.

Série II. — **Æcidium** inconnu.

2) f. sp. *Tritici* sur le *Triticum vulgare*.

(1) La traduction en français du manuscrit suédois a été faite par ma fille Mlle Signe Eriksson.

3) f. sp. *Bromi* sur le *Bromus arvensis* (et le *B. brizæformis*).

4) f. sp. *Agropyri* sur le *Triticum repens*.

Pourtant, les recherches qui ont été exécutées jusqu'à cette date sur les formes diverses n'étaient pas encore bien nombreuses, et il faut aussi ajouter que j'avais obtenu en certains cas des résultats un peu incertains. A cause de cela, les recherches ont été poursuivies pendant les dernières années. Ainsi prolongées, elles ont pu mieux expliquer le développement des formes dans l'espèce, et donnent une toute autre vue de l'espèce entière.

Parmi ces nouvelles recherches, il me faut d'abord signaler les essais expérimentaux d'inoculation avec les diverses formes d'*Uredo*. Le tableau suivant donne un compte rendu général de ces formes.

TABL. I. — Essais d'inoculation avec l' « Uredo dispersa », 1895-98.

(NOTA. — Nous distinguons les degrés suivants de germination : 0 = nulle, 1 = germination solitaire, 2 = peu fréquente, 3 = assez commune, 4 = commune.)

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS			PLANTES INOCULÉES			RÉSULTATS																			
			FACULTÉ GERMINATIVE						NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES APRÈS JOURS																		
Numéros.	JOURS	ORIGINE	Degrés.	Après heures.	ESPÈCE	NOMBRE	Nombre des lieux d'inoculations.	+ –	9	10	12	15	16	17	18	19	20	23	24	27	28	31	32	34	39	41	49
1	9 sept. 1895	Holcus lanatus [1].......	3	3	Avena sativa	3	18	–																			
2	—	—	»	»	Alopecurus pratensis.	4	27	–																			
3	—	—	»	»	Lolium perenne	»	30	–																			
4	—	—	»	»	Festuca elatior........	3	26	–																			
5	—	—	»	»	Holcus lanatus.......	4	23	+	.	.	3	15	.	.	.	.	23										
6	24 —	Bromus secalinus.....	4	6	Triticum vulgare......	3	25	–																			
7	—	—	»	»	Secale cereale.........	2	7	–																			
8	—	Briza maxima........	4	3	Triticum vulgare......	2	6	–																			
9	—	—	»	»	Secale cereale	2	5	–																			
10	4 oct. 1895	Holcus lanatus........	4	6	Alopecurus pratensis.	4	25	–																			
11	—	—	»	»	Agrostis stolonifera...	»	36	–																			
12	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	32	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	14							
13	10 —	—	2	3	Alopecurus pratensis.	4	34	–																			
14	—	—	»	»	Agrostis stolonifera...	»	26	–																			
15	5 août 1896	—	4	17	Agrostis stolonifera ..	3	22	–																			
16	—	—	»	»	Alopecurus pratensis.	»	17	–																			
17	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	25	+	.	8	.	.	.	.	.	.	13	.	.	20	.	.	.	.	.	.	22

[1] (N° 1) Le choix des plantes pour les essais d'inoculation n°s 1-5, 10-17, dépendait de la supposition que l'espèce de Champignon en question était une forme de la Rouille couronnée (Eriksson, VII, 302, note 2).

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS			PLANTES INOCULÉES		Nombre des lieux d'inoculation.	+ / −	RÉSULTATS — NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES APRÈS JOURS																		
Numeros.	JOURS	ORIGINE	FACULTÉ GERMINATIVE Degrés.	FACULTÉ GERMINATIVE Après heures.	ESPÈCE	NOMBRE			9	10	12	15	16	17	18	19	20	23	24	27	28	31	32	34	39	41	49
18	9 août 1896	Triticum vulgare ①² ..	2	41	Secale cereale	3	26	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	.	.	4				
19	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	19	—																			
20	—	—	»	»	Bromus brizæformis ..	5	36	—																			
21	—	—	»	»	Triticum vulgare	3	28	+	.	.	.	.	.		.	.	.	28									
22	—	Trisetum flavescens ...	4	13	Secale cereale	2	20	—																			
23	—	—	»	»	Triticum vulgare	3	35	—																			
24	—	—	»	»	Bromus brizæformis ..	4	22	—																			
25	—	—	»	»	Triticum repens	3	25	—																			
26	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	22	—																			
27	26 juin 1897	Secale cereale	4	17	Triticum vulgare	3	23	—																			
28	—	—	»	»	Bromus arvensis	2	20	—																			
29	—	—	»	»	— mollis	3	24	—																			
30	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	34	—																			
31	—	—	»	»	Trisetum flavescens ...	»	25	—																			
32	—	—	»	»	Secale cereale	»	26	+	.	24																	
33	7 juill. 1897	—	2	21	Triticum vulgare	3	34	—																			
34	—	—	»	»	Secale cereale	»	29	+	.	29																	
35	12 —	—	4	3	Triticum repens	3	28	—																			
36	—	—	»	»	— vulgare	»	»	—																			
37	—	—	»	»	Secale cereale	2	25	+	.	.	.	25															
38	25 —	Bromus secalinus	4	21	Secale cereale	3	20	—																			
39	—	—	»	»	Triticum vulgare	2	22	—																			
40	—	—	»	»	Holcus lanatus	3	18	—																			
41	—	—	»	»	Trisetum flavescens ...	»	22	—																			
42	—	—	»	»	Bromus mollis	2	17	+	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	.	.	.	8					
43	28 —	—	4	21	Secale cereale	2	20	—																			
44	—	—	»	»	Triticum vulgare	3	25	—																			
45	—	—	»	»	— repens	»	24	—																			

54	—	—	3	22	Secale cereale........	3	19	(+)	2		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	2[4]			
55	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	24	+	21																		
56	18 —	Bromus mollis........	2	7	Secale cereale........	3	27	—																			
57	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	25	—																			
58	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	22	—																			
59	—	—	»	»	Bromus mollis........	»	30	+	.	.	.	30															
60	25 —	Holcus lanatus........	4	17	Secale cereale.........	3	15	—																			
61	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	17	—																			
62	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	25	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	6	.	.	.	6
63	16 sept. 1897	Triticum repens......	4	13	Secale cereale.........	3	19	—																			
64	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	24	—																			
65	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	18	—																			
66	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	19	—																			
67	—	—	»	»	Triticum repens......	»	27	+	.	3	.	.	.	.	.	.	12	.	.	20							
68	25 —	Holcus lanatus........	3	3	Secale cereale........	3	19	—																			
69	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	17	—																			
70	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	27	+	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.	.	.	.	27				
71	13 juill. 1898	Secale cereale........	3	3	Bromus mollis........	3	28	—																			
72	—	—	»	»	— arvensis......	2	18	—																			
73	—	—	»	»	Holcus lanatus........	3	25	—																			
74	—	—	»	»	Secale cereale......	2	21	+	.	.	.	.	21														
75	15 —	Triticum vulgare ②...	2	42	Secale cereale........	3	21	(+)	.	.	.	1	.	.	.	1[5]											
76	—	—	»	»	— —	»	22	(+)	.	.	.	6	.	.	.	6[5]											
77	—	—	»	»	Bromus mollis........	»	»	—																			
78	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	20	—																			
79	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	29	+	.	.	.	29															
80	6 août 1898	—	1	22	Secale cereale ②......	2	19	(+)	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11[5]				
81	—	—	»	»	— —	3	»	(+)	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5[5]				
82	—	—	»	»	Triticum vulgare ②....	»	27	+	.	.		.	27														
83	—	—	»	»	— — ①...	2	12	+	.	.	.	.	12														

[2] (N° 18) La matière contagieuse a été prise d'une parcelle de Froment de printemps dans le champ des essais. La probabilité d'une immixion de la f. sp. *Secalis* dans cette matière est pourtant très petite, car la seule parcelle de Seigle de printemps dans le champ était éloignée de 50 mètres de la parcelle de Froment nommée ci-dessus et il faut aussi ajouter qu'entre ces deux parcelles se trouvaient plusieurs petites parcelles couvertes d'autres céréales. Du reste, le Seigle d'hiver du champ était moissonné et mis dans la grange depuis quinze jours, et, dans la serre où étaient placées les plantes inoculées, il n'y avait pas de f. sp. *Secalis* cultivée en même temps. — [3] (N° 49) La matière contagieuse avait été refroidie dans la glace (— 1°) pendant deux heures. Les pustules de Rouille étaient petites, et il n'y en avait que 2-3 sur chacune des quatorze parties infectées. En même temps, la Rouille dans le numéro parallèle (n° 53) de Froment, était très développée et les pustules bien nombreuses, 20-30 dans chaque partie infectée. On pourrait supposer que la matière contagieuse, mentionnée ci-dessus, n'avait pas été tout à fait pure, car elle était prise dans une parcelle qui n'était éloignée que de 5 mètres d'une autre parcelle ensemencée de Seigle de printemps, ou bien qu'une propagation involontaire de matière contagieuse de f. sp. *Secalis*, cultivée en même temps dans la serre, avait eu lieu. Ni l'une ni l'autre de ces deux suppositions ne peut pourtant expliquer suffisamment l'origine des nombreuses taches de Rouille. — [4] (N° 54) La matière contagieuse avait été refroidie sur de la glace fondante. Sur chaque partie inoculée, il n'y avait que deux petites pustules de Rouille. D'ailleurs, il y avait aussi deux pustules d'*Uredo graminis*, d'où il est évident que la matière n'était pas pure. — [5] (Nos 75-76, 80-81) A une distance de 10 mètres de la parcelle de Froment, d'où la matière contagieuse était prise, il y avait aussi une parcelle de Seigle attaquée par f. sp. *Secalis*.

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS			PLANTES INOCULÉES		Nombre des lieux d'inoculation.	RÉSULTATS																			
			FACULTÉ GERMINATIVE						NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES APRÈS JOURS																		
Numeros.	JOURS	ORIGINE	Degrés.	Après heures.	ESPÈCE	NOMBRE		+ —	9	10	12	15	16	17	18	19	20	23	24	27	28	31	32	34	39	41	49
18	9 août 1896	Triticum vulgare ①² ..	2	41	Secale cereale........	3	26	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	.	.	4				
19	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	19	—																			
20	—	—	»	»	Bromus brizæformis..	5	36	—																			
21	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	3	28	+	.	.	.	.	.		.	.	.	28									
22	—	Trisetum flavescens...	4	13	Secale cereale.........	2	20	—																			
23	—	—	»	»	Triticum vulgare......	3	35	—																			
24	—	—	»	»	Bromus brizæformis..	4	22	—																			
25	—	—	»	»	Triticum repens.......	3	25	—																			
26	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	22	—																			
27	26 juin 1897	Secale cereale........	4	17	Triticum vulgare.....	3	23	—																			
28	—	—	»	»	Bromus arvensis......	2	20	—																			
29	—	—	»	»	— mollis........	3	24	—																			
30	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	34	—																			
31	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	25	—																			
32	—	—	»	»	Secale cereale........	»	26	+	.	24																	
33	7 juill. 1897	—	2	21	Triticum vulgare......	3	34	—																			
34	—	—	»	»	Secale cereale........	»	29	+	.	29																	
35	12 —	—	4	3	Triticum repens......	3	28	—																			
36	—	—	»	»	— vulgare......	»	»	—																			
37	—	—	»	»	Secale cereale........	2	25	+	.	.	.	25															
38	25 —	Bromus secalinus.....	4	21	Secale cereale........	3	20	—																			
39	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	2	22	—																			
40	—	—	»	»	Holcus lanatus........	3	18	—																			
41	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	22	—																			
42	—	—	»	»	Bromus mollis........	2	17	+	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	.	.	.	8					
43	28 —	—	4	21	Secale cereale........	2	20	—																			
44	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	3	25	—																			
45	—	—	»	»	— repens......	»	24	—																			
46	29 —	Bromus macrostachys.	4	13	Secale cereale........	3	20																				

54	—	—	3	22	Secale cereale.........	3	19	(+)	2		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	2[4]			
55	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	24	+	24																		
56	18 —	Bromus mollis........	2	7	Secale cereale.	3	27	—																			
57	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	25	—																			
58	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	22	—																			
59	—	—	»	»	Bromus mollis.........	»	30	+	.	.	.	30															
60	25 —	Holcus lanatus........	4	17	Secale cereale.........	3	15	—																			
61	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	17	—																			
62	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	»	25	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	6	.	.	.	6
63	16 sept. 1897	Triticum repens......	4	13	Secale cereale..........	3	19	—																			
64	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	24	—																			
65	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	18	—																			
66	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	»	19	—																			
67	—	—	»	»	Triticum repens.......	»	27	+	.	3	.	.	.	.	.	.	12	.	.	20							
68	25 —	Holcus lanatus........	3	3	Secale cereale........	3	19	—																			
69	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	17	—																			
70	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	»	27	+	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.	.	.	.	27				
71	13 juill. 1898	Secale cereale.........	3	3	Bromus mollis.........	3	28	—																			
72	—	—	»	»	— arvensis......	2	18	—																			
73	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	3	25	—																			
74	—	—	»	»	Secale cereale...... ..	2	21	+	.	.	.	.	21														
75	15 —	Triticum vulgare ②...	2	42	Secale cereale........	3	21	(+)	.	.	.	1	.	.	.	1[5]											
76	—	—	»	»	— —	»	22	(+)	.	.	.	6	.	.	.	6[5]											
77	—	—	»	»	Bromus mollis.........	»	»	—																			
78	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	»	20	—																			
79	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	29	+	.	.	.	29															
80	6 août 1898	—	1	22	Secale cereale ②......	2	19	(+)	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11[5]				
81	—	—	»	»	— —	3	»	(+)	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5[5]				
82	—	—	»	»	Triticum vulgare ②....	»	27	+	.	.		.	27														
83	—	—	»	»	— — ①. ..	2	12	+	.	.	.	.	12														

² (N° 18) La matière contagieuse a été prise d'une parcelle de Froment de printemps dans le champ des essais. La probabilité d'une immixion de la f. sp. *Secalis* dans cette matière est pourtant très petite, car la seule parcelle de Seigle de printemps dans le champ était éloignée de 50 mètres de la parcelle de Froment nommée ci-dessus et il faut aussi ajouter qu'entre ces deux parcelles se trouvaient plusieurs petites parcelles couvertes d'autres céréales. Du reste, le Seigle d'hiver du champ était moissonné et mis dans la grange depuis quinze jours, et, dans la serre où étaient placées les plantes inoculées, il n'y avait pas de f. sp. *Secalis* cultivée en même temps. — ³ (N° 49) La matière contagieuse avait été refroidie dans la glace (— 1°) pendant deux heures. Les pustules de Rouille étaient petites, et il n'y en avait que 2-3 sur chacune des quatorze parties infectées. En même temps, la Rouille dans le numéro parallèle (n° 53) de Froment, était très développée et les pustules bien nombreuses, 20-30 dans chaque partie infectée. On pourrait supposer que la matière contagieuse, mentionnée ci-dessus, n'avait pas été tout à fait pure, car elle était prise dans une parcelle qui n'était éloignée que de 5 mètres d'une autre parcelle ensemencée de Seigle de printemps, ou bien qu'une propagation involontaire de matière contagieuse de f. sp. *Secalis*, cultivée en même temps dans la serre, avait eu lieu. Ni l'une ni l'autre de ces deux suppositions ne peut pourtant expliquer suffisamment l'origine des nombreuses taches de Rouille. — ⁴ (N° 54) La matière contagieuse avait été refroidie sur de la glace fondante. Sur chaque partie inoculée, il n'y avait que deux petites pustules de Rouille. D'ailleurs, il y avait aussi deux pustules d'*Uredo graminis*, d'où il est évident que la matière n'était pas pure. — ⁵ (Nos 75-76, 80-81) A une distance de 10 mètres de la parcelle de Froment, d'où la matière contagieuse était prise, il y avait aussi une parcelle de Seigle attaquée par f. sp. *Secalis*.

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS			PLANTES INOCULÉES			RÉSULTATS																			
			FACULTÉ GERMINATIVE						NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES APRÈS JOURS																		
Numéros.	JOURS	ORIGINE	Degrés.	Après heures.	ESPÈCE	NOMBRE	Nombre des lieux d'inoculation.	+ —	9	10	12	15	16	17	18	19	20	23	24	27	28	31	32	34	39	41	49
18	9 août 1896	Triticum vulgare (1)...	2	41	Secale cereale........	3	26	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	.	.	4				
19	—	—	»	»	Holcus lanatus.........	»	19	—																			
20	—	—	»	»	Bromus brizæformis..	5	36	—																			
21	—	—	»	»	Triticum vulgare.	3	28	+	.	.	.	.	.		.	.	.	28									
22	—	Trisetum flavescens...	4	13	Secale cereale.........	2	20	—																			
23	—	—	»	»	Triticum vulgare......	3	35	—																			
24	—	—	»	»	Bromus brizæformis..	4	22	—																			
25	—	—	»	»	Triticum repens.......	3	25	—																			
26	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	22	—																			
27	26 juin 1897	Secale cereale.........	4	17	Triticum vulgare.....	3	23	—																			
28	—	—	»	»	Bromus arvensis......	2	20	—																			
29	—	—	»	»	— mollis........	3	24	—																			
30	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	34	—																			
31	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	25	—																			
32	—	—	»	»	Secale cereale........	»	26	+	.	24																	
33	7 juill. 1897	—	2	21	Triticum vulgare......	3	34	—																			
34	—	—	»	»	Secale cereale........	»	29	+	.	29																	
35	12 —	—	4	3	Triticum repens......	3	28	—																			
36	—	—	»	»	— vulgare......	»	»	—																			
37	—	—	»	»	Secale cereale........	2	25	+	.	.	.	25															
38	25 —	Bromus secalinus.....	4	21	Secale cereale........	3	20	—																			
39	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	2	22	—																			
40	—	—	»	»	Holcus lanatus........	3	18	—																			
41	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	22	—																			
42	—	—	»	»	Bromus mollis........	2	17	+	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	.	.	.	8					
43	28 —	—	4	21	Secale cereale.	2	20	—																			
44	—	—	»	»	Triticum vulgare.	3	25	—																			
45	—	—	»	»	— repens......	»	24	—																			
46	29 —	Bromus macrostachys.	4	13	Secale cereale........	3	20																				
47	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	21																				
48	—	—	»	»	Bromus mollis.........	»	19		.	.	0	.	.	.	.	.		.	.	10							

52	[illegible]																										
53	—		»	»	Triticum vulgare	»	[illegible]	+	20			20															
54	—	—	3	22	Secale cereale	3	19	+	2															2[4]			
55	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	24	+	21																		
56	18 —	Bromus mollis	2	7	Secale cereale	3	27	—																			
57	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	25	—																			
58	—	—	»	»	Trisetum flavescens	»	22	—																			
59	—	—	»	»	Bromus mollis	»	30	+				30															
60	25 —	Holcus lanatus	4	17	Secale cereale	3	15	—																			
61	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	17	—																			
62	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	25	+										4					6				6
63	16 sept. 1897	Triticum repens	4	13	Secale cereale	3	19	—																			
64	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	24	—																			
65	—	—	»	»	Trisetum flavescens	»	18	—																			
66	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	19	—																			
67	—	—	»	»	Triticum repens	»	27	+		3							12			20							
68	25 —	Holcus lanatus	3	3	Secale cereale	3	19	—																			
69	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	17	—																			
70	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	27	+							6								27				
71	13 juill. 1898	Secale cereale	3	3	Bromus mollis	3	28	—																			
72	—	—	»	»	— arvensis	2	18	—																			
73	—	—	»	»	Holcus lanatus	3	25	—																			
74	—	—	»	»	Secale cereale	2	21	+					21														
75	15 —	Triticum vulgare (2)	2	42	Secale cereale	3	21	(+)				1				1[5]											
76	—	—	»	»	— —	»	22	(+)				6				6[5]											
77	—	—	»	»	Bromus mollis	»	»	—																			
78	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	20	—																			
79	—	—	»	»	Triticum vulgare	»	29	+				29															
80	6 août 1898	—	1	22	Secale cereale (2)	2	19	(+)					11										11[5]				
81	—	—	»	»	— —	3	»	(+)					5										5[5]				
82	—	—	»	»	Triticum vulgare ②	»	27	+					27														
83	—	—	»	»	— — ①	2	12	+					12														

[2] (N° 18) La matière contagieuse a été prise d'une parcelle de Froment de printemps dans le champ des essais. La probabilité d'une immixion de la f. sp. *Secalis* dans cette matière est pourtant très petite, car la seule parcelle de Seigle de printemps dans le champ était éloignée de 50 mètres de la parcelle de Froment nommée ci-dessus et il faut aussi ajouter qu'entre ces deux parcelles se trouvaient plusieurs petites parcelles couvertes d'autres céréales. Du reste, le Seigle d'hiver du champ était moissonné et mis dans la grange depuis quinze jours, et, dans la serre où étaient placées les plantes inoculées, il n'y avait pas de f. sp. *Secalis* cultivée en même temps. — [3] (N° 49) La matière contagieuse avait été refroidie dans la glace (— 1°) pendant deux heures. Les pustules de Rouille étaient petites, et il n'y en avait que 2-3 sur chacune des quatorze parties infectées. En même temps, la Rouille dans le numéro parallèle (n° 53) de Froment, était très développée et les pustules bien nombreuses, 20-30 dans chaque partie infectée. On pourrait supposer que la matière contagieuse, mentionnée ci-dessus, n'avait pas été tout à fait pure, car elle était prise dans une parcelle qui n'était éloignée que de 5 mètres d'une autre parcelle ensemencée de Seigle de printemps, ou bien qu'une propagation involontaire de matière contagieuse de f. sp. *Secalis*, cultivée en même temps dans la serre, avait eu lieu. Ni l'une ni l'autre de ces deux suppositions ne peut pourtant expliquer suffisamment l'origine des nombreuses taches de Rouille. — [4] (N° 54) La matière contagieuse avait été refroidie sur de la glace fondante. Sur chaque partie inoculée, il n'y avait que deux petites pustules de Rouille. D'ailleurs, il y avait aussi deux pustules d'*Uredo graminis*, d'où il est évident que la matière n'était pas pure. — [5] (N°s 75-76, 80-81) A une distance de 10 mètres de la parcelle de Froment, d'où la matière contagieuse était prise, il y avait aussi une parcelle de Seigle attaquée par f. sp. *Secalis*.

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS			PLANTES INOCULÉES			RÉSULTATS																			
			FACULTÉ GERMINATIVE				Nombre des lieux d'inoculations.	+	NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES APRÈS JOURS																		
Numéros.	JOURS	ORIGINE	Degrés.	Après heures.	ESPÈCE	NOMBRE		—	9	10	12	15	16	17	18	19	20	23	24	27	28	31	32	34	39	41	49
84	16 août 1898	Triticum vulgare ①...	1	24	Secale cereale........	3	25	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14 [6]								
85	—	—	»	»	Bromus arvensis......	»	26	—																			
86	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	20	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	17	.	.	.	.	.	.	18	
87	9 sept. 1898	Bromus mollis........	2	23	Secale cereale........	2	23	+	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	3	.	.	3 [7]			
88	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	3	»	—																			
89	—	—	»	»	Holcus lanatus........	»	26	—																			
90	—	—	»	»	Triticum repens......	»	22	(+)	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	4	.	.	7 [8]			
91	—	—	»	»	Trisetum flavescens..	»	19	—																			
92	—	—	»	»	Bromus mollis........	»	»	+	.	.	.	.	.	19													
93	—	—	»	»	— arvensis......	»	16	+	.	.	.	.	.	7	.	.	.	.	.	.	7	.	.	9 [9]			
94	—	Triticum vulgare ④...	1	27	Secale cereale........	3	24	+	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.	.	9 [10]	.					
95	—	—	»	»	Triticum vulgare......	»	28	+	.	.	.	.	.	.	28												
96	14 —	Triticum repens......	1	26	Secale cereale.........	3	21	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	6 [11]					
97	—	—	»	»	Triticum vulgare.....	»	26	—																			
98	—	—	»	»	Bromus arvensis......	»	20	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7	.	.		9 [12]					
99	—	—	»	»	Trisetum flavescens...	»	18	—																			
100	—	—	»	»	Holcus lanatus	»	20	—																			
101	—	—	»	»	Triticum repens	4	18	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	.	.	.	18					

6 (N° 84) Les taches étaient petites et blanches et il y avait seulement 1-3 petites pustules de Rouille sur chaque tache. La parcelle de Froment de printemps, d'où la matière contagieuse était prise, était éloignée de 40 mètres d'une parcelle de Seigle et en était séparée par de nombreuses parcelles, couvertes d'autres céréales. — 7 (N° 87) Sur une partie il y avait une pustule de Rouille, sur l'autre il y en avait deux, bien séparées, et sur la troisième on en apercevait trois très rapprochées. La matière contagieuse était prise dans le champ d'essais, où il n'y avait pas de Seigle cultivé en même temps. — 8 (N° 90) Seulement 1 à 2 pustules de Rouille sur chaque partie infectée. D'ailleurs, il faut ajouter qu'il y avait aussi sur cinq parties des pustules d'*Uredo* et de *Puccinia graminis*, chose qui peut bien faire soupçonner que la matière contagieuse n'était pas pure. — 9 (N° 93) Les pustules étaient faibles et il n'y en avait plus que 1-2 sur chaque partie infectée. En même temps, les pustules de Rouille dans le n° 92 étaient très nombreuses partout. Il est aussi à remarquer qu'au champ, d'où la matière contagieuse était prise, on trouvait le *Bromus arvensis* complètement indemne, en même temps que le *B. mollis*, cultivé entre les deux espèces nommées ci-dessus, était fort attaqué par la Rouille. — 10 (N° 94) Les quelques pustules de Rouille qui avaient apparu étaient petites, 1 à 4 sur chaque partie infectée. La matière contagieuse était prise sur une parcelle de Froment, éloignée de 15 mètres d'une autre parcelle, couverte de Seigle de printemps. — 11 (N° 96) La matière contagieuse était prise sur une place où il n'y avait du Seigle qu'à 1 000 mètres de là. — 12 (N° 98) Peu de pustules, 1-4 sur chaque partie.

Si nous combinons ces résultats à ceux qui sont déjà obtenus, les faits se présentent de la manière suivante :

Tabl. II. — Combinaison des essais d'inoculation exécutés jusqu'ici avec l' « Uredo dispersa ».

Matière contagieuse communiquée		Résultats[1]. Nombre des numéros d'inoculation.			Nombre des lieux d'inoculation.		
De	A	+	(+)	—	+	(+)	—
Secale cereale..........	Secale cereale............	6	.	.	108	.	3
—	Triticum vulgare.........	.	.	9	.	.	115
—	Bromus mollis............	.	.	2	.	.	52
—	— arvensis..........	.	.	2	.	.	38
—	Triticum repens..........	.	.	1	.	.	28
—	Holcus lanatus............	.	.	2	.	.	59
—	Trisetum flavescens.......	.	.	1	.	.	25
Triticum vulgare........	Triticum vulgare.........	9	.	.	195	.	7
—	Secale cereale	2	8	1	13	55	133
—	Bromus mollis............	.	.	1	.	.	22
—	— arvensis..........	.	.	1	.	.	26
—	— brizæformis	.	.	1	.	.	22
—	Triticum repens..........	.	.	1	.	.	21
—	Holcus lanatus............	.	.	3	.	.	64
—	Trisetum flavescens.......	.	.	1	.	.	18
Bromus mollis..........	Bromus mollis............	2	.	.	49		
—	— arvensis..........	1	.	.	9	.	7
—	Secale cereale............	1	.	.	3	.	47
—	Triticum vulgare..........	.	.	2	.	.	48
—	— repens..........	.	1	.	.	7	15
—	Holcus lanatus............	.	.	1	.	.	26
—	Trisetum flavescens.......	.	.	2	.	.	41
Bromus secalinus.......	Bromus mollis	1	.	.	8		9
—	Secale cereale............	.	.	3	.	.	47
—	Triticum vulgare..........	.	.	3	.	.	72
—	— repens..........	.	.	1	.	.	24
—	Holcus lanatus............	.	.	1	.	.	18
—	Trisetum flavescens.......	.	.	1	.	.	22
Bromus macrostachys...	Bromus mollis............	1	.	.	10	.	9
—	Secale cereale............	.	.	1	.	.	20
—	Triticum vulgare	.	.	1	.	.	21
Bromus arvensis........	Secale cereale............	.	.	1	.	.	16
—	Triticum vulgare..........	.	1	1	.	1	22
Bromus brizæformis.....	Secale cereale............	.	.	2	.	.	26
—	Triticum vulgare..........	.	.	2	.	.	29
Triticum repens........	Triticum repens..........	2	.	.	38	.	7
—	Secale cereale............	1	.	3	6	.	65
—	Triticum vulgare..........	.	.	5	.	.	82
—	Bromus arvensis..........	1	.	.	9	.	11
—	Holcus lanatus............	.	.	2	.	.	39
—	Trisetum flavescens.......	.	.	2	.	.	36

[1] Expliquez ainsi : + = résultats positifs sûrs ; (+) = résultats positifs peu sûrs ; — = résultats négatifs.

MATIÈRE CONTAGIEUSE COMMUNIQUÉE		RÉSULTATS. Nombre des numéros d'inoculation.			Nombre des lieux d'inoculation.		
DE	A	+	(+)	—	+	(+)	—
Holcus lanatus..........	Holcus lanatus............	5	.	.	92	.	40
—	Secale cereale.............	.	.	2	.	.	34
—	Triticum vulgare..........	.	.	2	.	.	34
—	Avena sativa.............	.	.	1	.	.	18
—	Alopecurus pratensis......	.	.	4	.	.	103
—	Lolium perenne..........	.	.	1	.	.	30
—	Festuca elatior............	.	.	1	.	.	26
—	Agrostis stolonifera.......	.	.	3	.	.	84
Trisetum flavescens.....	Secale cereale	.	.	1	.	.	20
—	Triticum vulgare..........	.	.	1	.	.	35
—	Bromus brizæformis......	.	.	1	.	.	22
—	Triticum repens...........	.	.	1	.	.	25
—	Holcus lanatus	.	.	1	.	.	22
Briza maxima............	Secale cereale............	.	.	1	.	.	5
—	Triticum vulgare.........	.	.	1	.	.	6

De ce qui précède, on peut tirer la conclusion, qu'en général les différentes formes sont limitées chacune à une seule espèce de plantes, ou bien, quand il s'agit des formes qui apparaissent sur les *Bromus*, au même genre de plantes. Sans exception, cette règle s'applique aux formes de Rouille apparaissant sur le *Secale cereale*, l'*Holcus lanatus* et le *Trisetum flavescens*, lesquelles formes peuvent par conséquent être caractérisées comme des espèces bien fixées. De l'autre côté, il y a des formes qui représentent des exceptions à la règle :

La forme du *Triticum vulgare* a donné sur le *Secale cereale* 68 résultats positifs, dont 13 étaient sûrs, contre 133 résultats négatifs.

La forme du *Bromus mollis* a donné sur le *Secale cereale* 3 résultats positifs sûrs contre 47 résultats négatifs, et sur le *Triticum repens* 7 résultats positifs, mais peu sûrs, contre 15 résultats négatifs.

La forme du *Bromus arvensis* a donné sur le *Triticum vulgare* 1 résultat positif peu sûr contre 22 résultats négatifs.

La forme du *Triticum repens* a donné sur le *Secale cereale* 6 résultats positifs sûrs contre 65 résultats négatifs, et sur le *Bromus arvensis* 9 résultats positifs sûrs contre 11 résultats négatifs.

Considérons d'abord les cas exceptionnels que présente la forme du *Triticum vulgare*. Si on voulait se faire une opinion d'après ces cas, il serait presque incontestable que la forme de Rouille brune qui apparaît sur le Froment est identique à celle qui apparaît sur le Seigle. Contre une telle identité, nous pouvons pourtant produire d'autres raisons très convaincantes.

D'abord, il faut remarquer que jamais la forme qui apparaît sur le Seigle n'a pu être communiquée au Froment. Pourtant, il n'y avait pas moins que neuf essais avec 115 parties infectées qui ont été exécutés sur ce sujet, mais dans tous ces cas les résultats ont été absolument négatifs. Aussi, tous les essais expérimentaux, faits pour communiquer la forme du Seigle aux autres Graminées, ont-ils manqué, tandis que le Seigle lui-même est très disposé à la Rouille brune.

*
* *

Mais voici une autre raison contre l'identité des formes de la Rouille brune qui apparaissent sur le Seigle et sur le Froment. En état de liberté, même quand le Seigle et le Froment sont cultivés l'un à côté de l'autre, le moment de l'apparition de ces deux formes de Rouille est si différent qu'on ne peut pas supposer qu'elles soient une seule et même forme, et il me faut aussi ajouter que la forme du Seigle est toujours la première à apparaître. J'ai constaté (Eriksson et Henning, II, 230), pendant l'été 1872, en observant la partie de mon champ d'essais qui était couverte de semis d'automne, que la différence, citée plus haut, entre le moment d'apparition de Rouille dans les parcelles de Seigle voisines de celles de Froment était telle que le montrent les chiffres suivants :

45	jours	dans	14	cas
31	—	—	19	—
28	—	—	3	—
27	—	—	20	—
18	—	—	3	—
16	—	—	7	—
10	—	—	9	—

Cette différence entre le moment d'apparition ne s'accorde pas avec l'hypothèse de l'identité entre les deux formes, et, de plus, il est à remarquer que la forme du Seigle est toujours la première à apparaître et qu'elle n'a jamais pu être communiquée au Froment par une contamination artificielle.

* * *

Déjà, en 1894, j'avais trouvé aussi d'autres raisons contre l'identité des deux formes de Rouille. Dans les essais expérimentaux, faits de 1890 à 1894, on n'est jamais parvenu à communiquer au Froment l'*Æcidium Anchusæ*. On fit en même temps de pareils essais sur le Seigle presque toujours positifs. De même, je ne suis pas parvenu à communiquer la forme de *Puccinia* de la Rouille brune du Froment à l'*Anchusa*, tandis que cela a réussi très facilement avec la forme qui attaque le Seigle. Les essais exécutés de 1890 à 1894, dans ces deux directions, n'étaient pourtant point nombreux et, pour cette raison, j'ai fait plus de recherches sur ce sujet pendant ces dernières années. Le tableau suivant, n° 3, donne un compte rendu général de ces nouvelles recherches avec les Champignons en question, ainsi qu'avec les Champignons correspondants, paraissant sur certaines espèces de *Bromus*.

TABLEAU III

ESSAIS D'INOCULATION AVEC LE « PUCCINIA DISPERSA »

TABL. III. — **Essais d'inoculation avec le « Puccinia dispersa », 1896-98.**

INOCULATIONS		SPORES AYANT SERVI AUX INOCULATIONS				PLANTES INOCULÉES	Nombre des lieux d'inoculation.	+ / —	RÉSULTATS			
				Faculté germinative.					NOMBRE des taches de		TEMPS d'incubation en jours pour les	
Numéros.	JOURS	ORIGINE	RÉCOLTE	Degrés	Après heures.				Sperm.	Æc.	Sperm.	Æc.
1	24 août 1896	Secale cereale.	1896	2	54	Anchusa arvensis.	21	+	9	9	11	26
2	—	—	»	»	»	— officinalis.	29	+	14	14	»	22
3	—	Triticum vulgare.	1895	3	96	Anchusa arvensis.	26	—				
4	—	—	»	»	»	— officinalis.	25	—				
5	—	—	»	»	»	Nonnea rosea.	21	—				
6	15 sept. 1896	Secale cereale.	1896	3	24	Anchusa officinalis.	18	+	18	18	13	39
7	—	—	»	»	»	Nonnea rosea.	19	+	21	.	23	
8	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis.	21	+	3	3	»	39
9	—	Bromus mollis.	»	0	21	Anchusa officinalis.	23	—				
10	—	—	»	»	»	— arvensis.	30	—				
11	—	Triticum vulgare.	»	0	24	Anchusa officinalis.	30	—				
12	—	—	»	»	»	— arvensis.	13	—				
13	8 juin 1897	Triticum vulgare.	»	4	22	Anchusa arvensis[3].	32	—				
14	—	—	»	»	»	— officinalis[3].	21	—				
15	—	—	»	»	»	Myosotis arvensis.	27	—				
16	—	Triticum vulgare.	»	3	14	Nonnea rosea.	19	—				
17	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis.	15	—				
18	—	Triticum vulgare.	»	4	39	Anchusa arvensis.	30	—				
19	10 —	Bromus mollis.	»	1	112	Nonnea rosea.	19	—				
20	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis.	18	—				
21	15 juillet 1897	Secale cereale.	1897	1	26	Anchusa arvensis.	17	+	15	15	12	20
22	19 août 1897	Secale cereale (1).	»	1	19	Anchusa officinalis.	20	+	15	15	10	14
23	—	—	»	»	»	— arvensis.	19	+	19	19	11	20

25	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]					
26	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis	[illegible]					
27	17 —	Triticum vulgare (1)	»	4	22	Anchusa arvensis	17					
28	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	12	—				
29	—	—	»	»	»	Anchusa arvensis	14	—				
30	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	13	—				
31	—	Triticum vulgare (1)	»	3	21	Anchusa arvensis	15	—				
32	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	16	—				
33	21 —	Triticum vulgare (1)	»	4	28	Anchusa arvensis	10	—				
34	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	15	—				
35	—	—	»	»	»	Symphytum asperrimum	18	—				
36	23 —	Bromus macrostachys	»	3	39	Anchusa arvensis	15	—				
37	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	16	—				
38	—	—	»	»	»	Symphytum asperrimum	16	—				
39	28 juin 1898	Triticum vulgare (1)	»	4	14	Pulmonaria officinalis	24	—				
40	—	—	»	»	»	Myosotis alpestris	30	—				
41	—	—	»	»	»	Anchusa arvensis	22	—				
42	—	Bromus macrostachys	»	4	63	Pulmonaria officinalis	23	—				
43	—	—	»	»	»	Myosotis alpestris	25	—				
44	—	—	»	»	»	Anchusa arvensis	21	—				
45	4 août 1898	Secale cereale (2)	1898	3	23	Symphytum asperrimum	19	—				
46	—	—	»	»	»	Pulmonaria officinalis	27	—				
47	—	—	»	»	»	Myosotis alpestris	33	—				
48	—	—	»	»	»	Anchusa arvensis	35	+	19	19	11-18	18-30
49	—	—	»	»	»	— officinalis	16	+	13	13	»	»
50	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	25	—				
51	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis	28	+	17	17	11-18	18-30
52	5 —	Secale cereale (2)	»	3	17	Symphytum asperrimum	34	—				
53	—	—	»	»	»	Pulmonaria officinalis	24	—				
54	—	—	»	»	»	Myosotis alpestris	26	—				
55	—	—	»	»	»	Anchusa officinalis	14	+	14	14	9	28
56	—	—	»	»	»	Nonnea rosea	32	—				
57	—	—	»	»	»	Anchusa arvensis	19	+	13	13	9-16	28

[1] (N° 7) Dans un de ces cas, l'inoculation était exécutée sur une feuille; le résultat fut sûr mais faible. Dans l'autre, l'inoculation était exécutée sur les folioles d'un calice; dans ce cas, il y avait des résultats sur les folioles et surtout on trouvait des spermogonies très distinctes sur une feuille qui commençait à pousser. Dans aucun de ces cas l'æcidium n'avait pourtant paru. — [2] (N° 13) Les plantes inoculées étaient vieilles et en fleurs. — [3] (N° 14) Une plante qui germait.

Si nous combinons ces résultats à ceux qui ont été obtenus de 1890 à 1894, les faits se présentent de la manière que montre le tableau suivant, n° 4.

Tabl. IV. — **Combinaison des essais d'inoculation exécutés jusqu'ici avec le « Puccinia dispersa ».**

Matière contagieuse communiquée		Résultats					
		Nombre des numéros d'inoculation.			Nombre des lieux d'inoculation.		
de	à	+	(+)	—	+	(+)	—
Secale cereale	Anchusa arvensis	7	.	.	84	.	36
—	— officinalis	8	.	.	105	.	52
—	Nonnea rosea	.	1	.	.	2	74
—	Myosotis alpestris	.	.	2	.	.	59
—	Symphytum asperrimum	.	.	2	.	.	53
—	Pulmonaria officinalis	.	.	2	.	.	51
Triticum vulgare	Anchusa arvensis	.	»	9	.	.	179
—	— officinalis	.	»	4	.	.	91
—	Nonnea rosea	.	»	6	.	.	96
—	Myosotis arvensis	.	»	1	.	.	27
—	— alpestris	.	»	1	.	.	30
—	Symphytum asperrimum	.	»	1	.	.	18
—	Pulmonaria officinalis	.	»	1	.	.	24
Bromus mollis	Anchusa arvensis	.	.	1	.	.	30
—	— officinalis	.	.	2	.	.	41
—	Nonnea rosea	.	.	1	.	.	19
Bromus macrostachys	Anchusa arvensis	.	.	3	.	.	54
—	— officinalis	.	.	1	.	.	22
—	Nonnea rosea	.	.	2	.	.	33
—	Myosotis alpestris	.	.	1	.	.	30
—	Symphytum asperrimum	.	.	1	.	.	16
—	Pulmonaria officinalis	.	.	1	.	.	23

De ce qui vient d'être dit, nous pouvons donc voir que des résultats positifs ont été obtenus seulement avec la forme qui apparaît sur le Seigle, et que l'*Anchusa arvensis* et l'*Anchusa officinalis* sont presque exclusivement prédisposées à cette espèce de Rouille. Bien rarement nous trouvons de très faibles traces de cette Rouille — c'est-à-dire seulement en état de spermogonium — sur le *Nonnea rosea*. Tous les essais exécutés pour communiquer la même forme de Rouille aux autres Borraginées dont je me suis servi pour ces recherches, n'ont donné que des résultats négatifs.

Quant à la forme qui apparaît sur le Froment, elle ne peut jamais se communiquer à aucune des Borraginées nommées ci-dessus, fait, du reste, qui est analogue à celui que présente la forme qui apparaît sur les deux espèces de *Bromus*.

Les recherches qui ont été exécutées pendant les dernières années avec les Æcidies des Borraginées se rapportent toutes au même, et par conséquent, elles indiquent une vraie différence, interne et spécifique, entre la forme de la Rouille brune du Seigle et celle du Froment. Que ces recherches ne soient pas plus nombreuses, cela dépend naturellement du fait, mentionné déjà auparavant (Eriksson et Henning, II, 223), que les Æcidies des Borraginées en liberté sont très rares aux environs de Stockholm. Le tableau suivant, n° 5 (voy. p. 256), donne un compte rendu général de ces recherches.

Si nous voulons combiner ces résultats à de pareils, qui sont déjà obtenus, les faits se présentent de la façon que montre le tableau n° 6 (voy. p. 257).

TABL. V. — **Essais d'inoculation avec l' « Æcidium Anchusæ, 1896-98 ».**

INOCULATIONS		MATIÈRE CONTAGIEUSE			PLANTES INOCULÉES	NOMBRE DES LIEUX D'INOCULATION	RÉSULTATS						
			FACULTÉ GERMINATIVE				+	NOMBRE DES TACHES DE PUSTULES D' « UREDO » APRÈS JOURS					
NUMÉROS	JOURS	ORIGINE	Degrés	Après heures			—	11	12	13	18	21	22
1	7 sept. 1896	Anchusa arvensis [1]	4	6	Triticum vulgare	26	—						
2	—	—	»	»	Secale cereale	23	+	.	1	.	.	23	
3	—	—	»	»	Bromus arvensis	23	—						
4	12 août 1897	Anchusa arvensis [2]	1	21	Triticum vulgare	26	—						
5	—	—	»	»	Secale cereale	29	+	.	.	29			
6	25 sept. 1897	Anchusa officinalis [3]	3	4	Triticum vulgare	28	—						
7	—	—	»	»	Secale cereale	27	+	.	.	.	27		
8	—	—	»	»	Triticum repens	20	—						
9	—	—	»	»	Holcus lanatus	19	—						
10	15 sept. 1898	Anchusa officinalis [4]	1	23	Triticum vulgare	15	—						
11	—	—	»	»	Secale cereale	16	+	1	.	.	.	.	16

[1] (N° 1) La matière contagieuse était prise en état de liberté dans le terrain d'essais.
[2] (N° 4) La matière contagieuse était prise d'une plante contaminée par inoculation (Tabl. III, n° 21).
[3] (N° 6) La matière contagieuse était prise d'une plante contaminée par inoculation (Tabl. III, n° 22).
[4] (N° 10) La matière contagieuse était prise d'une plante contaminée par inoculation (Tabl. III, n° 51).

Tabl. VI. — Combinaison des essais d'inoculation exécutés jusqu'ici avec l'Æcidium Anchusæ.

MATIÈRE CONTAGIEUSE COMMUNIQUÉE DE	A	RÉSULTATS — NOMBRE des numéros d'inoculation. +	−	NOMBRE des lieux d'inoculation. +	−
Anchusa arvensis........	Secale cereale...........	8	.	92	3
—	Triticum vulgare..........	.	9	.	90
—	Bromus arvensis..........	.	1	.	23
—	Hordeum vulgare.........	.	3	.	8
—	Avena sativa.............	.	3	.	9
Anchusa officinalis.......	Secale cereale...........	2	.	43	
—	Triticum vulgare..........	.	2	.	43
—	— repens..........	.	1	.	20
—	Holcus lanatus............	.	1	.	19

Encore ici, nous obtenons des résultats positifs, quand les essais d'inoculation ont été exécutés sur le Seigle, et il est surtout à remarquer que, dans ce cas, un essai d'inoculation n'a jamais été sans résultat, pourvu que la matière contagieuse ait été prise de l'*Anchusa officinalis*. Quand la matière contagieuse était prise de l'*Anchusa arvensis*, j'ai obtenu 92 résultats positifs contre 3 résultats négatifs. D'autre part tous les essais d'inoculation, exécutés sur le *Triticum vulgare*, le *Bromus arvensis*, le *Triticum repens* et l'*Holcus lanatus*, ont été sans résultats. Ainsi nous trouvons encore ici une constatation de la relation entre la Rouille brune du Seigle et l'*Æcidium Anchusæ*, en même temps que se confirme la différence entre la Rouille brune du Froment et le même *Æcidium*. Ce sont là de nouvelles raisons pour considérer la Rouille brune du Seigle et celle du Froment comme des formes différentes.

Une autre raison pour une telle différence est aussi donnée par l'inégal temps de germination des téleutospores de la Rouille brune du Seigle et de celle du Froment. Par le tableau suivant, n° 7, nous voyons comment se présentent les faits.

TABL. VII. — **Faculté germinative des téleutospores du Puccinia dispersa, 1896-98.**

Numéros des essais.	SPORES RÉCOLTÉES — Années et jours	SPORES RÉCOLTÉES — Sur	Conditions météorologiques avant la cueillette	SPORES — Conservées et préparées	SPORES — Mises pour germer	RÉSULTATS — Degré de germination.	Après Jours. Heures.	Degré de germination.	Après Jours. Heures.	Degré de germination.	Après Jours. Heures.	Degré de germination.	Après Jours. Heures.
1. Les spores du champignon du Secale cereale. — *Matière recueillie dans le Champ d'expériences.*													
1	25 juil. 1896	Feuilles (2)	23 juil., pluie de 9,2mm	Dans le laboratoire......................	30 juil. 1896	0	1	0	3- 5				
2	4 août —	—	3 août, — 21,4mm	Feuilles refroidies (—6,5° à —11°C.) pend. 6 h.	4 août —	0	-22	0	1- 7	0	2-	0	3-
3	—	—	— —	Pas refroidies, du reste comme dans l'autre.	— —	0	»	0	»	0	»	0	»
4	30 juil. —	—	29 juil. — 12,8mm	Mises sur le sol dans le jardin d'essais.......	22 — —	0	1- 2	1	2- 3	2	2- 6		
5	15 sept. —	—	13-14 sept. — 1,2mm	Immergées dans de l'eau pendant deux jours.	17 sept. —	3	1						
6	7 sept. —	—	Les cinq jours précédents pluie de 4mm.	Dans le laboratoire, 7 sept.-7 nov. ; sur le sol, 7 nov. 1896-17 avril 1897............	7 juin 1897	0	-14	0	1-15	0	2-14	0	4-15
7	6 juil. 1897	Feuilles vertes.	....	....	6 juil. —	0	- 6	1	-20				
8	12 — —	—	....	....	12 — —	0	- 4	1	»	3	1-20		
9	14 — —	—	....	....	14 — —	1	- 7	1	1- 2				
10	18 août —	— (1)	Les jours précédents pluie de 30mm.	....	18 août —	1	-19						
11	3 août 1898	— (2)	....	....	3 août 1898	3	-23						
12	5 — —	—	....	....	5 — —	3	-17						
2. Les spores du champignon du Triticum vulgare. — *Matière recueillie dans le Champ d'expériences.*													
13	30 juil. 1896	Feuilles.	29 juil. pluie de 12,8mm	Feuilles sèches à l'époque où elles ont été mises pour germer..................	30 juil. 1896	0	1-	0	3- 5				
14	—	—	— — —	Feuilles humides, *id.*..................	— —	0	»						
15	4 août —	— (2)	3 août — 21,4mm	Refroidies (—5° à —9°C.) pendant 2 heures...	4 août —	0	-22	0	2-	0	3-		
16	— —	— »	— — —	Pas refroidies, du reste comme dans le n° 15.	— —	0	»	0	»	0	»		
17	6 — —	— »	3-5 août — 96,2mm	Feuilles et gaines sèches à l'époque où elles ont été mises pour germer..............	6 — —	0	-16	0	1-16	0	2-16	0	3-16
18	— —	— »	— — —		— —	0	»	0	»	0	»	0	»
19	— —	Gaines »	— — —		— —	0	»	0	»	0	»	0	»
20	19 — —	Feuilles »	15-18 août — 15,5mm	....	19 — —	0	-21	0	2-13	0	3-16	0	6-14
21	30 juil. —	—	....	Dans le jardin d'essais ; beaucoup de pluie pendant ce temps.	26 — —	0	1- 3	0	2- 1	0	6- 3		
22	10 sept. —	Feuilles, pailles.	....	— — 0,2mm.....	14 sept. —	0	-22						
23	31 juil. —	Feuilles (2)	....	Dans le laboratoire, 31 juil.-7 nov. ; sur le sol dans le jardin d'essais, 7 nov. 96-17 av. 1897.	2 juin 1897	2	-22						
24	— —	Pailles »	....		— —	3	»						
25	28 — —	Feuilles »	....		7 — —	4	-14						
26	31 — —	— »	....		— —	3	»	3	-20				
27	— —	Pailles »	....		— —	1	»	1	»	4	1-1[illegible]		
	[illegible] 1897	Gaines »											

29	30 juil. —	Feuilles »	....	Dans le laboratoire 18 août-22 nov. ; sur le sol, dans le jardin d'essais, 22 nov. 97-10 av. 1898.	— —	3	-						
30	18 août —	Gaines, feuilles I	....		—	3	»						
31	30 juil. —	Feuilles ①	....		20 — —	4	1- 4						
32	18 août —	Gaines, feuilles ①	....		— —	1	5- 7						
33	30 juil. —	Feuilles ②	....										
34	18 août —	Gaines, feuilles①	....		25 — —	4	-14						

3. **Les spóres du champignon du Bromus mollis.** — *Matière recueillie à Limhamn, en Scanie, le 6 juin 1896; après ce temps conservée pendant une semaine dans une boîte fermée à herboriser; pendant ce temps elle avait commencé à moisir; puis dans le laboratoire.*

35	6 juil. 1896	Feuilles, pailles.	....	....	17 juil. 1896	0	-14	0	-21	0	1-14		
36	—	—	....	....	30 — —	0	-23	0	3- 5				
37	—	—	....	Matière refroidie (—5° à —6.5°) pendant 6 h.	4 août —	0	-22	0	1- 7	0	2-	0	3-
38	—	—	....	Pas refroidies, du reste comme dans le nº 37.	— —	0	»	0	»	0	»	0	»
39	—	—	....	....	22 — —	0	1- 2	0	3-	0	5- 4	0	10-4
40	—	—	....	Sur le sol dans le jardin d'essais pendant un mois, très pluvieux.	23 — —	0	1-	0	1-21	0	1- 1	0	9-1
41	—	—	....	Sur le sol dans le jardin d'essais 5 nov. 1896-17 avril 1897.	27 mai 1897	1	- 9	2	-20	2	1-23		
42	—	—	....		— —	0	»	1	»	1	»		
43	—	—	....	Accrochée sur le mur extérieur du laboratoire 29 juillet 1896-17 avril 1897.	— —	0	»	0	»	0	»		
44	—	—	....	Sur le sol dans le jardin d'essais, 5 nov. 1896-17 avril 1897.	7 juin —	0	-21	1	1-17	1	2-15	1	4-16
45	—	—	....		— —	0	»	0	»	1	»	1	»
46	—	—	....	Accrochée sur le mur extérieur du laboratoire, 29 juil. 1896-17 avril 1897.	— —	0	»	0	»	0	»	0	»

4. **Les spores du champignon du Bromus patulus.** — *Matière recueillie dans le jardin « Bergielund ».*

47	16 août 1897	Feuilles, pailles.	....	Dans le laboratoire, 16 août-2 sept.; dans de l'eau dehors, 2-9 sept.	11 sept. 1897	0	5-

5. **Les spores du champignon du Bromus secalinus.** — *Matière recueillie dans le Champ d'expériences.*

48	16 août 1897	Feuilles, pailles.	....	Dans le laboratoire, 16 août-2 sept.; dans de l'eau dehors, 2-9 septembre.	11 sept. 1897	0	5-

6. **Les spores du champignon du Bromus brizæformis.** — *Matière recueillie dans le jardin « Bergielund ».*

49	16 août 1897	Feuilles, pailles.	....	Dans le laboratoire, 16 août-2 sept.; dans de l'eau dehors, 2-9 septembre.	11 sept. 1897	0	5-

7. **Les spores du champignon du Bromus macrostachys.** — *Matière recueillie dans le jardin « Bergielund ».*

50	22 août 1897	Feuilles, pailles.	....	Sur le sol dans le jardin d'essais, 22 novembre 1897-10 avril 1898.	2 juin 1898	0	- 4	1	1-	2	2-	3	2-23
51	—	—	....		11 — —	0	- 5	1	1-	4	2- 1		
52	—	—	....		20 — —	0	1- 4	2	1-22	2	2-30	3	5- 7
53	—	—	....		21 — —	2	-18	3	1-15				
54	—	—	....		25 — —	1	- 5	4	2-15				

Nous voyons ainsi que les téleutospores de la Rouille brune du Seigle germent déjà le même automne où leur formation a eu lieu. Nous trouvons de plus qu'au printemps qui suit leur formation, les spores qui ont été exposées à l'air et dans les circonstances qui se produisent en hiver, ont perdu leur faculté germinative et par conséquent ne peuvent plus propager la maladie.

Dans les formes du Froment et des *Bromus*, la chose est différente. Quant à celle qui apparaît sur le Froment, les essais (n° 13-22), faits pendant l'automne 1896, pour faire germer la matière de cette espèce de Rouille, nouvellement recueillie, ont été sans résultat. La chose a été la même, si la matière était humide ou sèche à l'époque où elle avait été cueillie, si elle était refroidie à l'avance ou qu'on la mettait à germer directement. Une recherche semblable (n° 28), faite en 1897, m'a donné le même résultat. Au contraire, la matière qui avait été exposée à l'air et dans les circonstances naturelles pendant les hivers 1896-97 (n° 23-27) et 1897-98 (n° 29-34) germait très facilement, et en faisant des recherches avec la forme qui apparaît sur les *Bromus*, j'ai obtenu des résultats analogues. Il me faut mentionner pourtant que les essais exécutés avec cette espèce de Rouille apparaissant sur le *Bromus mollis*, n'ont montré qu'un pouvoir germinatif assez faible, quoique la matière, recueillie en 1896, eût été exposée à l'air pendant l'hiver 1896-97 (n° 41-46). Ainsi la faculté germinative n'a jamais dépassé le chiffre 2, un nombre qui dénonce un pouvoir germinatif peu considérable ; quand la matière avait été accrochée sur le mur extérieur du laboratoire, quelques mètres au-dessus du sol, la germination ne pouvait pas se produire. Dans le cas dont il s'agit, je suis amené pourtant à considérer les observations, citées tout à l'heure, comme parfaitement expliquées par le fait que la matière, en elle-même abondante, avait été abîmée immédiatement après la cueillette. C'est qu'on l'avait enfermée pendant toute une semaine dans une boîte à herboriser, où elle avait com-

mencé à moisir, et on peut bien supposer que le pouvoir germinatif, interne dans la matière, a été restreint ainsi, de même qu'une conservation défavorable des graines des plantes supérieures diminue leur germination. En examinant les résultats, donnés par les essais de germination qui ont été exécutés avec la forme qui attaque les quatre autres *Bromus*, on voit clairement que la faculté germinative des téleutospores de cette espèce de Rouille, comme de celle qui apparaît sur le Froment, se produit seulement après que la matière a été exposée à l'air pendant l'hiver.

*
* *

Si nous combinons ce qui vient d'être produit *pour* et *contre* l'identité entre la forme de Rouille brune du Seigle d'un côté, et du Froment et des autres Graminées de l'autre, nous obtenons contre une telle identité les raisons suivantes :

1° La forme d'*Uredo* de la Rouille du Seigle ne peut pas contaminer les autres Graminées.

2° En plein champ, la forme qui attaque le Seigle apparaît régulièrement plusieurs semaines plus tôt que celle du Froment, même si les deux céréales sont cultivées l'une près de l'autre.

3° Seule la forme du *Puccinia* de la Rouille brune du Seigle a pu se communiquer aux *Anchusa*.

4° Des inoculations avec les æcidiospores des *Anchusa* n'ont donné des résultats positifs que sur le Seigle.

5° Les spores d'hiver (téleutospores) de la Rouille brune du Seigle peuvent germer le même automne où leur formation a eu lieu, tandis que les spores correspondantes des formes du Froment et des *Bromus* ne germent qu'au printemps qui suit leur formation, après avoir été exposées dans les circonstances qui se produisent en hiver.

Les raisons qui viennent de se produire pour une différence interne de nature entre les espèces de Rouille en

question sont pourtant contredites par les faits suivants. Sans compter qu'il y a une certaine ressemblance entre elles en apparence, les formes d'*Uredo* du *Triticum vulgare*, du *Bromus mollis* et du *Triticum repens* se sont communiquées même au Seigle. Les essais, exécutés avec la forme de la première de ces plantes, ont donné treize résultats contre cent trente-trois négatifs; avec la forme du *Bromus mollis*, les résultats positifs ont été trois, tandis que les négatifs furent treize; et enfin les inoculations faites avec la forme du *Triticum repens* m'ont donné six résultats positifs, contre soixante-cinq négatifs. Selon ma conviction, les résultats positifs, cités tout à l'heure, n'ont pas été causés par une impureté de la matière contagieuse qui était employée.

Mais comment donc expliquer ces résultats remarquables et à quel point évaluer l'étendue de leur importance au point de vue de l'identité? Valent-ils en effet autant que tout ce qui dément cette identité? En aucune façon. Il faut regarder la Rouille brune du Seigle et celle du Froment comme des espèces véritablement différentes. Les résultats positifs qu'ont donnés sur le Seigle les formes d'*Uredo* du Froment et des autres Graminées nommées ci-dessus, prouvent seulement que ces espèces de Rouille brune ne sont pas tellement *fixées* à leurs plantes naturelles qu'elles ne puissent dans des circonstances très favorables, comme par exemple par une contamination artificielle, se communiquer à certaines autres plantes.

Dans les formes de Rouille brune qui apparaissent sur le *Bromus mollis*, le *B. arvensis* et le *Triticum repens*, les faits se présentent de même. Celles, par exemple, qui attaquent les *Bromus* sont à regarder comme une forme à part et celle qui apparaît sur le *Triticum repens* comme une autre. En examinant le tableau n° 2, nous voyons ainsi que l'espèce de Rouille qui apparaît sur les *Bromus* a pu quelquefois se communiquer au Seigle, au Froment et au *Triticum repens*, de même que la forme de ce dernier s'est communiquée de temps en temps au Seigle.

Ce sont là des cas, dans une certaine mesure analogues au fait, mentionné déjà, que présente la Rouille noire du Froment (*Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*) (Eriksson, I. 298; II, 501, 511; VI, 201-202). Cette espèce de Rouille s'est montrée capable de se communiquer, mais très rarement, au Seigle, à l'Orge et à l'Avoine, et c'est pourquoi je l'ai caractérisée comme *moins bien fixée*. Au contraire, la forme de la Rouille noire de l'Avoine (*P. graminis* f. sp. *Avenæ*) ne peut jamais se communiquer à une autre céréale qu'à l'Avoine. De même on n'a jamais réussi à inoculer aux autres céréales la forme qui, se rapportant à la même espèce de Rouille, attaque à la fois le Seigle et l'Orge (*P. graminis* f. sp. *Secalis*), un fait qui m'a amené à caractériser ces dernières formes comme *très bien fixées*. Il y a aussi, d'autre part, des cas analogues chez d'autres espèces de Rouille. J'ai observé quelquefois chez la Rouille du Pin de Weymouth (*Peridermiun Strobi* Kleb.) une faculté de se communiquer au *Cynanchum Vincetoxicum* (Eriksson, III, 381, etc.), quoique ses successeurs naturels de l'hétérœcisme soient certaines formes de *Ribes* (*R. nigrum*, *R. aureum*, etc.). Un cas semblable est présenté par la Rouille qui attaque le Pin commun (*Peridermiun Pini* [Willd.] Kleb.), laquelle Rouille peut quelquefois contaminer le *Ribes nigrum* (1).

En expliquant les résultats, nommés tout à l'heure, dans

(1) Probablement on doit aussi compter ici plusieurs résultats très remarquables, donnés par des essais d'inoculation et mentionnés dans la littérature étrangère moderne. On a essayé d'expliquer ces résultats comme causés par une impureté de la matière qui était employée, ou bien par une négligence quelconque, sans doute involontaire, commise pendant l'essai. Dans son ardeur anxieuse de défendre une conviction déjà enracinée, on va même jusqu'à vouloir réfuter de la même manière de pareils résultats troublants, qui ont été obtenus par d'autres naturalistes et qu'on n'a jamais vus soi-même, et d'autant moins exécutés. Appuyé sur l'expérience que j'ai gagnée dans le cours des années en exécutant d'assez nombreux essais avec différentes espèces de Rouille - le nombre de ces essais monte à présent à environ 1,500 numéros — je suis venu aux conclusions suivantes : Je trouve vraisemblable, pour ne pas affirmer, que plus il y a de formes qu'on fait devenir objets des recherches approfondies, plus nombreux deviennent les cas où l'on se voit réduit à supposer une fixité moins marquée dans la spécialisation du parasite.

lesquels une certaine espèce de Champignon a donné des taches de Rouille sur plusieurs espèces de plantes nourricières, plus ou moins congénères, nous sommes pourtant forcés de bien faire la différence entre les cas suivants.

D'un côté, nous avons les cas dans lesquels la propagation à une autre espèce nourricière que celle d'où le Champignon est sorti est à considérer comme une preuve de l'identité entre les formes qui, en état de liberté, apparaissent sur les mêmes plantes nourricières, comme par exemple la forme de la Rouille noire qui attaque le Seigle et l'Orge.

De l'autre côté, nous voyons les cas où une propagation comme celle que je viens de citer est à regarder seulement comme un pouvoir interne dans le Champignon causé par une fixité moins marquée, un pouvoir de s'accommoder occasionnellement à une autre espèce nourricière. A cause de cela, on ne doit pas pourtant considérer comme démontrée l'identité entre cette forme de Rouille et celle qui, lui ressemblant, apparaît en liberté sur l'autre plante nourricière.

Pendant des années j'ai fait beaucoup d'essais pour pénétrer la spécialisation des formes de Rouille en général. Ce sont ces recherches qui m'ont amené à considérer que les degrés de la spécialisation se présentent de la manière suivante :

1° Les formes **bien fixées**, qui sont invariablement liées à :

a) *Une* ou *plusieurs* espèces de plantes nourricières, *très congénères*. Nous pouvons les appeler des **parasites isophages**.

Ex. : *Puccinia simplex* sur *Hordeum vulgare*.
— *Arrhenatheri* sur l'*Avena elatior*.
— *dispersa* f. sp. *Secalis* sur le *Secale cereale*.
— *graminis* f. sp. *Agrostis* sur l'*Agrostis canina*, *A. stolonifera* et *A. vulgaris*.

b) *Plusieurs* espèces de plantes nourricières, *moins congénères*. Appelons celles-ci des **parasites hétérophages**.

Ex. : *Puccinia graminis* f. sp. *Secalis* sur *Secale cereale*, *Hordeum vulgare*, *H. jubatum*, *Triticum caninum*, *T. desertorum*, *T. repens*, *Elymus arenarius* et *Bromus secalinus*.

Puccinia graminis f. sp. *Avenæ* sur *Avena sativa*, *A. elatior*, *A. sterilis*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Milium effusum*, *Lamarckia aurea* et *Trisetum distichophyllum*.

2° **Les formes moins bien fixées**, qui sont surtout appliquées à certaines (une ou plusieurs) espèces nourricières congénères, mais qui ont pourtant le pouvoir de se communiquer aussi aux autres espèces. Il est vrai pourtant que cela n'arrive qu'assez rarement et sous l'influence des circonstances qui sont très favorables au développement du parasite.

Ex. : *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici* sur *Triticum vulgare* (*Hordeum vulgare*, *Secale cereale* et *Avena sativa*).
— *dispersa* f. sp. *Tritici* sur *Triticum vulgare* (et *Secale cereale*).
— — f. sp. *Bromi* sur *Bromus mollis*, *B. secalinus*, *B. macrostachys*, *B. arvensis*, *B. brizæformis* (et *Secale cereale*).
— — f. sp. *Agropyri* sur *Triticum repens* (*Secale cereale* et *Bromus arvensis*).

Je trouve vraisemblable que les formes bien fixées représentent le maximum du développement parasitique et que les formes moins bien fixées sont sur le point de se fixer, soit que cette fixation aille en sens isophage ou hétérophage. Dans le premier de ces deux cas, il faut supposer une extinction imminente du pouvoir de se communiquer par hasard à une ou plusieurs espèces de plantes qui ne sont pas naturelles pour le parasite. Dans l'autre, au contraire, on est obligé de penser que la faculté, nommée tout à l'heure, est en train de se développer encore plus. Dans l'état actuel de nos connaissances à cet égard, je ne me crois pas capable d'énoncer des suppositions concernant celui de ces cas de développement qui est le prédominant ou peut-être le seul régnant.

Mais ici une nouvelle question se pose. Quelle est, dans l'économie de la nature, l'importance de ces transmissions fortuites chez les Champignons moins bien fixés, à propos du développement de nouvelles formes de parasite? J'ai déjà ailleurs (Eriksson et Henning, II, 109, 112 ; Eriksson, I, 299), en parlant de la Rouille noire du Froment et fondé sur des études de l'ancienne histoire de la Rouille des Céréales, émis la pensée que cette forme pourrait être la plus

vieille des formes de la Rouille noire, la primordiale d'où sont sorties dans le cours des années les formes correspondantes des autres Graminées. Quant à l'exactitude de cette supposition, quoi qu'il en soit, elle n'a pas grande importance pour la question du développement probable des formes moins bien fixées à des parasites isophages ou bien hétérophages. C'est-à-dire que l'hypothèse citée peut se joindre non seulement à une progression de développement en sens hétérophage, mais aussi bien à une telle progression isophage.

L'analogie entre les deux formes comparées, d'un côté *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici* et de l'autre *P. dispersa* f. sp. *Tritici*, n'est pourtant pas complète. Elles n'occupent pas la même place dans l'échelle systématique, si on les compare chacune de son côté aux formes correspondantes du Seigle. Il existe entre elles une différence assez importante. C'est que les spores d'hiver dans les formes de Rouille noire du Seigle comme du Froment germent à la même époque, au printemps qui suit leur formation, et qu'elles produisent des æcidies sur le Berberis. De l'autre côté, les spores d'hiver dans les formes de Rouille brune des mêmes Céréales ne germent pas à la même époque. Celles du Seigle germent au même automne qu'elles ont été formées, tandis que celles du Froment ne germent qu'au printemps qui suit leur formation et après avoir été exposées à l'air. De plus, la forme du Seigle produit des Æcidies sur les *Anchusa*, tandis qu'on n'en a pas encore observé dans la forme du Froment et il est aussi à présumer qu'il n'en existe point. Ces différences sont si importantes que je ne trouve pas admissible de réunir ces deux formes de Rouille brune comme des races biologiques, des formes spécialisées de la même espèce. Au contraire, on doit les considérer comme des formes, des espèces absolument différentes. La ressemblance extérieure seule au point de vue de la couleur des taches et de la forme et des dimensions des spores, ne suffit pas pour motiver l'identification, l'histoire du

développement étant si essentiellement différente. L'une de ces formes, c'est-à-dire celle du Froment, peut quelquefois en état d'*Uredo* se communiquer au Seigle, mais cela ne sert point de contrepoids à la différence interne.

Mais encore une question se pose. Comment faut-il nommer ces formes différentes? Par la raison, indiquée déjà lorsque le nom de *Rubigo-vera* fut abandonné (Eriksson et Henning, II, 143-45), il ne me semble pas bon de reprendre pour une de ces formes ce nom ancien, une fois rejeté. Mais je trouve qu'on doit modifier l'étendue du nouveau nom de *dispersa*, de manière qu'il ne se rapporte qu'à la forme du Seigle, d'autant plus que le diagnostic de la forme de *dispersa* est fait par préférence d'après la forme du Seigle et s'y applique à tous les points de vue. De même je juge qu'il est juste que les autres formes de Rouille brune, citées dans ce qui précède sur les *Bromus*, le *Triticum repens*, l'*Holcus lanatus* et le *Trisetum flavescens* soient séparées de la vraie Rouille brune et regardées comme des espèces à part. Il est certainement vrai que plusieurs phases dans le développement de ces formes sont encore inconnues, surtout leur faculté possible hétéroïque. Quoi qu'il en soit, dans les résultats obtenus jusqu'ici, il n'y a rien qui parle en faveur de leur identification, ni entre elles, ni aux formes de Rouille brune du Seigle ou du Froment, si on ne veut pas compter certaines ressemblances extérieures au point de vue de la structure des taches et des spores. Du reste il faut remarquer que même la couleur des taches d'*Uredo*, dans les formes qui attaquent les *Holcus* et le *Trisetum flavescens*, n'est pas à vrai dire brune.

*
* *

M'appuyant sur ce qui vient d'être dit, je prends la liberté de proposer que les formes de Rouille, réunies dès l'année 1894 sous le nom de :

Puccinia dispersa Eriks. et Hen. (I, 175; tir. 17). Rouille brune.

Syn. : *Puccinia striæformis* West. (I, 235), 1854 (*pro parte*).
— *straminis* Fuck. (I, 9), 1860 (*p. p.*).
— *Rubigo-vera* (D. C.) Wint. (I, 217), 1880-84 (*p. p.*).
— *Asperifolii* (Pers.) Wettst. (I, 541), 1885 (*p. p.*).

soient regardées comme séparées l'une de l'autre comme espèces indépendantes, et qu'elles soient nommées de la manière suivante :

1. Puccinia dispersa Eriks. — Rouille brune du Seigle.

Planche XI, fig. 1-6.

Syn. : *Puccinia dispersa* f. sp. *Secalis* Eriks. et Hen. (I, 175; tir. 17).

Ex. I : v. Thüm., *Mycoth. univ.*, 230 (*Anchusa arvensis*, Allemagne, 1874); *Herb. myc. oec.*, 267 (*A. arvensis*, Allemagne, 18 juin 1874); 452 (*A. officinalis*, Danemark, août 1876). — Eriks., *Fung. paras. scand. exs.*, 18 (*A. arvensis*, Scanie, 16 août 1881). — Syd., *Ured.* 631 (*A. arvensis*, Allemagne, 22 août 1891).

II, III : v. Thüm., *Herb. myc. oec.* 2 (II, III, Bohême, juin 1872); *Fung. austr.* 84 (II, Autriche, juillet 1871). — Eriks., *Fung. paras. scand. exs.*, 417, (II, Stockholm, 14 juillet 1894).

I. Æcidium Anchusæ. — Maculæ orbiculares-oblongæ, aurantiacæ, imprimis folia, sed etiam calyces fructusque occupantes. Æcidiosporæ globosæ, aculeatæ, 20-30 µ diam.

II. Uredo dispersa. — Sori 1-1,5 mm. longi, 0,5-0,8 mm. lati, *ferruginei*, per totam paginam folii, imprimis superiorem, sine ordine *subæqualiter dispersi*. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 22-28 µ diam., vulgo *facile germinantes*.

III. Puccinia dispersa. — *Sori oblongi*, atrofusci, *hypophylli*, *aggregati*, epidermide tecti. Sori majores loculati ; loculi paraphysibus brunneolis circumdati. Teleutosporæ oblongatæ-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 40-50 µ longæ, cellula basali 12-15 µ, terminali 14-19 µ latis, pedicello brevi, *autumno germinantes*. Promycelium pallidum.

Plantes nourricières. — I. *Anchusa arvensis*, *A. officinalis* ; II, III. *Secale cereale*, *S. montanum*.

Spécialisation. — Champignon bien fixé, isophage.

Époque de végétation a Stockholm. — II, III, sur le *Secale cereale* ⊙ (Seigle d'hiver) du milieu de juin au commencement d'août, et ⊙ (Seigle de printemps) du milieu de juillet au commencement de septembre ; I sur l'*Anchusa arvensis* et l'*A. officinalis* du commencement d'août à la fin de septembre.

Biologie. — La forme d'*Uredo* apparaît sur le Seigle d'hiver en taches isolées et répandues déjà à l'arrière-saison un à deux mois après l'ensemencement. Le printemps suivant, je l'ai vu paraître pendant les années de 1890-98 dans le Champ d'expériences (Expérimentalfältet) généralement au milieu de juin ; de certaines années pourtant un peu plus tard, comme en 1891 et en 1893 le 19 juillet ; sur le Seigle de printemps, elle a été observée de 1893 à 1898 ordinairement dans la dernière moitié de juillet, en 1893 pourtant dès le 10 juillet. La forme d'Uredo continue à apparaître pendant 1 à 1 1/2 mois ; sur les rejetons les plus tardifs, on l'aperçoit encore plus tard, bien avant dans l'arrière-saison.

La forme de *Puccinia* paraît à peu près deux semaines plus tard que la forme d'Uredo et aussitôt que les spores auront été formées, elles peuvent germer. Si l'on conserve pendant l'hiver les feuilles rouillées dans l'intérieur de la maison, il n'importe pas que la température soit basse ou soit haute, le pouvoir germinatif y reste encore le printemps suivant. J'ai vu les faits se présenter ainsi aux dates suivantes : le 13 février et le 11 juillet 1892, les spores étant récoltées en 1891, et le 19 mars et le 8 mai 1893, les spores étant récoltées en 1892 (Eriksson et Henning, II, 220). Mais quand on met la matière pendant l'hiver au dehors de la maison, exposée à tous les vents, on ne peut pas découvrir la faculté germinative au printemps qui suit (Tab. 7, n° 6). Probablement on doit expliquer ce fait ainsi que les spores ont été ranimées et ont germé déjà à l'automne.

La forme d'*Æcidium* commence à paraître au mois d'août, à Stockholm, assez rarement ; en Scanie, au contraire, très abondamment. Quoiqu'on ne rencontre le champignon que rarement à la première de ces deux places, on n'a pourtant pas observé une vitalité moins forte dans le champignon aux champs de Seigle aux environs de Stockholm. Elle y apparaît au contraire avec la même abondance qu'en Scanie. On doit aussi remarquer qu'en dépit de l'abondance de la forme d'*Æcidium* en Scanie, on ne connaît qu'un seul cas, où les champs de Seigle à l'arrière-saison y aient été envahis à un point remarquable de la forme d'*Uredo* du champignon. Il en est de même que des champs de Seigle voisins ou les pieds de Seigle isolés ne peuvent toujours servir à expliquer la rencontre d'*Æcidies* sur les *Anchusa* en Scanie. Si l'on combine ce fait avec l'abondance d'*Æcidies* là presque partout où les *Anchusa* se trouvent, on ne peut pas s'empêcher de se demander si la forme d'*Æcidium* ne peut pas continuer de vivre et ensuite se propager avec les graines des plantes (des *Anchusa*) sans l'intermédiaire des autres formes de développement qui apparaissent sur le Seigle.

2. **Puccinia triticina** n. sp. — Rouille brune du Blé.

Planche XI, fig. 7-11.

Syn. : *Puccinia dispersa* f. sp. *Tritici* Eriks. et Hen. (I, 175; tir. 17).

Exs. : v. Thüm., *Herb. myc. oec.*, 1 (II, Bohême, juin 1872). — Eriks., *Fung. paras. scand. exs.*, 418 (II, Stockholm, 13 juillet 1894).

II. **Uredo triticina.** — Sori 1-2 mm. longi, 0,5-0,8 mm. lati, *ferruginei*, per totam paginam folii, imprimis superiorem, sine ordine *subæqualiter dispersi*, interdum *etiam vaginam caulemque* occupantes. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 19,2-27,2 μ diam., vulgo *tarde germinantes*.

III. **Puccinia triticina.** — Sori *oblongi*, atrofusci, *hypophylli*, *dispersi*, interdum *etiam vaginam caulemque* occupantes, epidermide tecti. Sori majores loculati; loculi paraphysibus brunneolis circumdati. Teleutosporæ oblongatæ-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 30,4-38,4 μ longæ, cellula basali 11,2-14,4 μ, terminali 14,4-16,0 μ latis, pedicello brevi, *naturaliter hibernatæ vere germinantes*. Promycelium subpallidum.

Plantes nourricières. — *Triticum compactum*, *T. dicoccum*, *T. Spelta*, *T. vulgare*.

Spécialisation. — Champignon moins bien fixé, quelquefois se communiquant aussi au *Secale cereale*.

Époque de végétation a Stockholm. — Sur le *Triticum vulgare* ⊛ (Blé d'hiver) du commencement de juillet au milieu d'août, et ⊙ (Blé de printemps) du milieu de juillet à la fin d'août.

Biologie. — On trouve la forme d'*Uredo* dans le brin de Blé d'automne un à deux mois après l'ensemencement. Elle apparaît en taches éparses, en général un peu plus abondamment que dans le brin du Seigle d'automne. Pendant les années 1890-98, la forme a apparu de nouveau dans le Champ d'expériences au printemps suivant, dans le cours de la première quinzaine de juillet, quelquefois pourtant un peu plus tôt (en 1890 le 19 juin, en 1892 le 15 juin et en 1893 le 26 juin). Dans le Blé de printemps j'ai observé les premières taches d'*Uredo* une à deux semaines plus tard que dans le Blé d'automne, même si ces deux sortes de Froment sont cultivées l'une à côté de l'autre, vers la fin de juillet ou le commencement d'août (en 1893 le 18 juillet, en 1896 le 22 juillet, en 1897 le 2 août, et en 1898 le 15 août).

La forme de *Puccinia* paraît une à deux semaines après celle d'*Uredo* et comme cette dernière presque exclusivement sur le limbe de la feuille, certaines années (p. ex. 1898) en très grande abondance. Quelquefois cette forme apparaît pourtant abondamment

même dans les gaines et les pailles. Cela est arrivé au Champ d'expériences en 1896 et j'ai combiné ce fait à la chaleur intense qui a régné cet été-là (Eriksson, VIII, 245-47; tir. 1-3).

Des expériences, faites en 1896, font croire qu'il y a probablement aussi pour cette forme une disposition interne pour ce champignon, différente dans différentes sortes de Froment (Eriksson, VIII, 248-49; tir. 4-5). Une telle supposition est aussi soutenue par les expériences de l'été 1898.

3. **Puccinia bromina** n. sp.

Planche XII, fig. 12-17.

Syn. : *Puccinia dispersa* f sp. *Bromi* Eriks (I, 26).

Exs. : v. Thüm., *Fung. austr.* 85 (II, III, *Bromus mollis*, Autriche, juin 1871). — Syd., *Ured.*, 121 (II, III, *B. mollis*, Allemagne, juin 1889); 628 (II, *B. mollis*, Allemagne, juin 1892); 629 (II, *B. sterilis*, Allemagne, juin 1892); 630 (II, *B. tectorum*, Allemagne, juin 1892). — Eriks., *Fung. paras. scand. exs.*, 420 (II, *B. arvensis*, Stockholm, 5 octobre 1894); 421 (II, *B. brizæformis*, Stockholm, 10 octobre 1894); 422 (II, *B. secalinus*, Stockholm, 13 juillet 1887); 423 (II, *B. arduennensis*, Stockholm, 27 août 1891); 423 (III, *B. racemosus*, Stockholm, 15 juillet 1885).

II. **Uredo bromina.** — Sori 1-10 mm. longi, 1 mm. lati, *ferruginei*, per paginam folii, imprimis superiorem, *aggregati*, interdum *etiam vaginam paniculamque* occupantes. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 20,8-24,0 µ diam., vulgo *facile germinantes*.

III. **Puccinia bromina.** — Sori *oblongi*, atrofusci, *hypophylli*, *dispersi*, interdum *etiam vaginam paniculamque* occupantes, epidermide tecti. Sori majores loculati; loculi paraphysibus brunneolis circumdati. Teleutosporæ oblongatæ-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 38,4-49,6 µ longæ, cellula basali 14,4-16,0 µ, terminali 16,0-17,6 µ latis, pedicello brevi, *naturaliter hibernatæ vere germinantes*. Promycelium pallidum.

Plantes nourricières. — *Bromus arduennensis*, *B. arvensis*, *B. asper*, *B. patulus*, *B. squarrosus*, *B. brizæformis*, *B. secalinus*, *B. racemosus*, *B. mollis*, *B. sterilis*, *B. tectorum*, *B. macrostachys*.

Spécialisation. — Champignon moins bien fixé, quelquefois se communiquant aussi au *Secale cereale*.

Époque de végétation a Stockholm. — Sur *Bromus arvensis* du commencement de juillet au milieu d'août.

Biologie. — Si l'on sème de bonne heure au printemps des *graines* d'une espèce de *Bromus* très disposée à cette forme de Rouille — comme par exemple du *B. mollis*, *B. arvensis*, *B. brizæformis*, *B. macrostachys* — on trouve 6-10 semaines après l'ensemencement,

plus ou moins abondamment, des pustules d'*Uredo* sur les feuilles des jeunes plantes. Ainsi, j'en ai observé au Champ d'expériences sur des pieds du *B. mollis* (graines récoltées en Scanie le 6 juillet 1896 sur des plantes très attaquées par cette rouille). Les graines étaient semées le 17 mai 1897 et les pustules apparaissaient le 17 et le 27 juillet dans la même année. Quand les graines étaient semées le 16 juin 1898, les pustules apparurent le 26 septembre (degré 2) et le 16 novembre (degré 4) la même année. Dans le jardin de Bergielund (*Hortus Bergianus*), j'ai trouvé le 28 septembre 1897 la forme d'*Uredo* en grande abondance (degré 4) sur des pieds du *B. macrostachys*, dont les graines récoltées à Jena étaient semées le 8 juin 1897. Ainsi la Rouille avait apparu après un mois et dix jours. Au contraire, si l'on sème les graines plus tard, au mois d'août, il ne paraît pas de nouvelles pustules avant l'année suivante. Ainsi j'ai observé au Champ d'expériences des pieds de *B. brizæformis* et du *B. secalinus*, semés le 4 août 1896, entièrement sains pendant tout l'automne et encore le 29 octobre. L'année suivante (1897) des pustules furent observées sur les pieds hivernés, sur la première des espèces nommées ci-dessus le 30 juin (degré 1) et sur la seconde le 27 juillet (degré 2).

Sur des pieds du *B. secalinus* et du *B. brizæformis*, élevés en Scanie au printemps de 1895 et envoyés et plantés déjà rouillés au Champ d'expériences le 22 août, j'ai observé la forme d'*Uredo* en grande abondance pendant tout l'automne jusqu'à l'entrée de l'hiver. L'année suivante (1896), cette forme tarda à apparaître jusqu'au commencement d'octobre, c'est-à-dire le 3 octobre. Alors elle fut développée sur le *B. brizæformis*, tandis que les pieds du *B. secalinus*, étant un peu frêles, restaient parfaitement indemnes.

Les pieds du *B. mollis* et du *B. secalinus*, qui étaient nouveaux pour l'année, n'ont pas montré d'autre forme de Rouille que d'*Uredo*, de quelque force que fussent les plantes et le champignon qui les attaquait. Seulement, l'année suivante j'ai observé sur les jeunes pousses la forme de *Puccinia* mêlée avec celle d'*Uredo*. Cet état des choses dénonce une analogie avec les plantes supérieures. Comme un grand nombre de celles-ci ne développent que les racines et les feuilles la première année, les fleurs et les fruits l'année suivante, nous rencontrons dans cette forme de champignon une sorte de *biennité*, se montrant ainsi ; que la forme d'*Uredo* se développe la première année et que la forme de *Puccinia* n'apparaît que l'année suivante.

La localisation du champignon est aussi remarquable. Le 4 août 1896, j'avais semé des graines du *B. secalinus* au Champ d'expériences. Les jeunes plantes étaient restées indemnes pendant

toute l'arrière-saison, le 3 octobre aussi bien que le 29 du même mois, et le 5 mai 1897, les jeunes pousses étaient encore entièrement saines. Mais le 30 juin, une gaine montrait des traces de l'*Uredo graminis*. et le 17 juillet, cette forme de Rouille s'était propagée à toutes les gaines et y apparaissait en une si grande abondance que le degré de son intensité fut déterminé à 4. Pendant ce temps, l'*Uredo bromina* avait aussi commencé à attaquer (degré 2) les limbes des feuilles, et dix jours après, cette Rouille avait atteint son maximum d'extension (degré 4). Surtout cette fois, la localisation de la première de ces formes fut très remarquable : nulle trace d'*Uredo graminis*, ni de *Puccinia graminis* n'était à trouver sur les limbes. La localisation de l'*Uredo bromina* fut moins marquée; des traces isolées de cette Rouille furent observées même sur les gaines.

Le 24 septembre et le 21 octobre 1895 et le 28 juillet 1897, en examinant quelques espèces de *Bromus*, cultivées dans le jardin de Bergielund, j'ai trouvé des espèces entièrement indemnes à une distance de 1 à 15 mètres d'autres espèces, fort attaquées par cette Rouille. Ainsi on peut regarder comme non disposées à cette forme de Rouille les espèces suivantes ; le *B. angustifolius* (2 numéros de semence de Hohenheim et de Charkow) ; le *B. Biebersteinii* (1 numéro de Kew), le *B. ciliatus* (1 numéro de Berlin), le *B. erectus* (8 numéros d'Upsala, de Gottland, de Zürich et de Trieste), le *B. inermis* (6 numéros de Berlin et de Zürich), le *B. madritensis* (1 numéro de Braunschweig), le *B. maximus* (3 numéros de Braunschweig, de Giessen et de Hohenheim), le *B. sterilis* (1 numéro de Zürich) et le *B. virens* (1 numéro d'Erfurt).

4. **Puccinia agropyrina** n. sp.

Planche XII, fig. 18-21.

SYN. : *Puccinia dispersa* f. sp. *Agropyri* Eriks. (I, 26).
EXS. : Eriks, *Fung. paras. scand. exs.*, 419 (Stockholm ; II, 11 septembre 1894 ; III, 18 septembre 1894).

II. Uredo agropyrina. — Sori 0,5-0,8 mm. longi, 0,5 mm. lati, *ferruginei*, per totam paginam folii, imprimis superiorem, sine ordine *subæqualiter dispersi*. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 16,0-25,6 μ diam. vulgo *satis facile germinantes*.

III. Puccinia agropyrina. — Sori *minuti*, atrofusci, *hypophylli*, *subæqualiter dispersi*, epidermide tecti. Sori majores loculati; loculi paraphysibus brunneolis circumdati. Teleutosporæ oblongatæ-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 36,8-41,6 μ longæ, cellula basali 12,8-14,4 μ, terminali 12,8-16,0 μ latis, pedicello brevi.

PLANTE NOURRICIÈRE. — *Triticum repens*.

SPÉCIALISATION. — Champignon moins bien fixé, quelquefois se communiquant aussi au *Secale cereale* et au *Bromus arvensis*.

ÉPOQUE DE VÉGÉTATION A STOCKHOLM. — Du commencement de septembre au milieu d'octobre.

Biologie. — Cette forme apparaît comparativement tard, à la fin d'août ou bien au commencement de septembre. Deux à trois semaines après l'apparition de la forme d'*Uredo*, la page inférieure des feuilles montrait des taches de *Puccinia*. De nouvelles pustules d'*Uredo* se forment jusqu'à la fin d'octobre ou, s'il fait bien doux, encore plus longtemps. Dans une suite d'années j'ai trouvé cette forme en grande abondance dans le même gazon près de la gare du Champ d'expériences et aussi autre part dans le voisinage. Plus au nord du pays cette espèce semble être plus précoce. Ainsi je l'ai trouvée en 1897 à Raettvik et à Mora en Dalécarlie le 6 août.

Quant à l'époque de la germination des téleutospores, des observations n'en sont pas encore faites.

5. Puccinia holcina n. sp.

Planche XIII, fig. 22-25.

II. Uredo holcina. — Sori 1-3 mm. longi, 0,5-0,8 mm. lati, brunneo-*flavi*, per paginam folii, imprimis superiorem, *aggregati*. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 20,8-24,0 μ diam., *facile germinantes*.

III. Puccinia holcina. — Sori *minuti*, atrofusci, *in vagina* lineariter *aggregati*, *rarissimi*, épidermide tecti. Teleutosporæ late-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 32,0-44,8 μ longæ, cellula basali 16,0-25,6 μ, terminali 22,4-25,6 μ latis, pedicello brevi.

PLANTES NOURRICIÈRES. — *Holcus lanatus*, *H. mollis*.

SPÉCIALISATION. — Champignon bien fixé, isophague.

ÉPOQUE DE VÉGÉTATION A STOCKHOLM. — Du commencement d'août à la fin d'octobre.

Biologie. — Comme *Uredo*, ce champignon a été l'objet d'observations au Champ d'expériences à partir de l'automne de 1895, où la forme fut observée pour la première fois le 22 août. Une parcelle, grande de 60 mètres carrés et ensemencée l'année précédente au printemps de graines de l'*Holcus lanatus* qui étaient envoyées de Scanie, montrait d'assez nombreuses traces de cette forme. L'année précédente (1894) je n'avais pas du tout observé de Rouille dans cette parcelle.

Pendant l'automne de 1895 le champignon gagnait de plus en plus de propagation dans la parcelle, développant sans cesse de nouvelles pustules d'*Uredo* pendant le mois de septembre et une grande partie du mois d'octobre. L'année suivante (1896), la troisième année des plantes, le champignon paraissait en abondance dès le 5 août, et comme il faisait très doux, le champignon continuait à développer toujours de nouvelles pustules bien avant dans l'arrière-saison. En 1897, la quatrième année des plantes, plusieurs mottes étaient mortes et il n'en restait qu'à peu près cent. Dans les mottes qui vivaient encore, la propagation du champignon fut cette année très considérable. Le 25 septembre, qui était la meilleure époque de floraison du champignon, une partie de la parcelle fut examinée. Dans cette partie, d'une grandeur de 9 mètres carrés, se trouvaient une vingtaine de mottes, desquelles une seule, très grande à côté des autres, était fort attaquée par la Rouille (degré 4). A peu près la moitié (8) des mottes environnantes ne montraient que de très faibles traces de Rouille (degré 1) sur quelques-unes des feuilles, tandis que les autres mottes (10) restaient entièrement indemnes. Pourtant plusieurs de ces mottes n'étaient éloignées que d'un demi-mètre de la motte contaminée, et deux essais de germination, exécutés le 25 août et le 25 septembre avec des spores récoltées de cette motte montrait un très haut degré de faculté germinative. En 1898, la cinquième année des plantes, encore quelques mottes de plus étaient mortes et dans celles qui vivaient encore les traces de Rouille étaient très peu nombreuses (degré 2). La plupart des pieds étaient indemnes ou bien très peu attaqués par le champignon.

Dans l'automne de la même année (1898) la forme apparaissait de nouveau en très grande abondance dans une autre parcelle, éloignée de 30 mètres environ de l'autre, désignée dans ce qui précède. Elle était ensemencée l'été précédent (1897) de graines de l'*Holcus mollis* récoltées à Erfurt.

La même *Uredo* fut aussi observée dans des mottes de l'*Holcus lanatus*, cultivé en deux portions. Les pieds qui étaient envoyés de Scanie furent transplantés au Champ d'expériences pendant l'automne de 1895.

L'une de ces deux portions montrait déjà au moment où elle fut plantée, le 22 août, des traces de Rouille (degré 2). L'état fut à peu près le même quelques semaines plus tard, par exemple le 24 septembre et le 14 octobre. L'année suivante je ne pouvais pourtant pas observer de Rouille sur les pieds qui étaient très frêles, et peu de temps après les plantes périrent.

L'autre motte qui était reçue de Scanie fut plantée, très peu con-

taminée (degré 1), dans le Champ d'expériences le 12 septembre 1895. Pendant l'année de 1896, ces plantes vivaient encore, mais elles étaient très petites et délicates, et aussi elles ne montraient aucune trace de Rouille; même à la fin de la saison, comme le 29 octobre par exemple, elles étaient saines. L'année suivante (1897), les plantes semblaient gagner de force, mais elles restaient toujours entièrement intactes. Mais un an plus tard, en 1898, les pieds étaient encore plus forts, la Rouille sur eux fut très développée (degré 3) le 26 septembre, et avait atteint le maximum de son extension (degré 4) le 16 novembre.

Une seule fois, au milieu d'août 1896, et alors encore à un degré peu considérable, la forme de *Puccinia* a été observée au Champ d'expériences pendant ces quatre années. Plusieurs centaines de pailles et panicules, récoltées des mottes de l'*Holcus lanatus*, qui étaient plantées en 1894 et dont je viens de parler furent examinées minutieusement. Parmi toutes ces pailles je ne trouvai qu'une dizaine portant sur les gaines des taches de *Puccinia* peu fréquentes, en général une tache sur chaque gaine. Jusqu'à cette date le champignon avait été regardé comme la forme d'*Uredo* de quelqu'une des Rouilles couronnées qui, à l'étranger, attaquent les *Holcus*, le *Puccinia coronifera* ou *P. coronata*. J'avais aussi choisi pour les essais, exécutés en 1895 et en 1896 (Tab. 1, numéros 1-5 et 10-17) les graminées suivantes : *Avena sativa*, *Alopecurus pratensis*, etc., comme étant dans la Suède disposés à la Rouille couronnée, mais indisposés à la Rouille brune. Les téleutospores qui furent trouvées pendant l'automne de cette année mirent en évidence que la Rouille en question était tout autre chose que je ne l'avais pensé. Au point de vue de la structure des spores, elle ressemblait le plus au *Puccinia dispersa* (Eriksson, VII, 302, note 2; tir. 12) et j'ai choisi pour les essais d'inoculation, faits en 1897 et en 1898, les graminées qui portent les formes de Rouille brune. Pourtant, je n'ai pas pu trouver dans la forme de l'*Holcus* une identité avec ces formes, et il faut la considérer comme une espèce absolument à part.

Pendant les automnes de 1897 et de 1898, j'ai examiné un grand nombre de pailles, récoltées de la parcelle nommée ci-dessus, espérant encore des matières de la forme de *Puccinia* pour faire des observations sur l'époque de la germination, etc. J'ai eu beau chercher, je n'ai pu en découvrir aucune trace. Je n'ai pas plus réussi à trouver cette forme sur les feuilles des mottes rouillées, même lorsque celles-ci étaient fort envahies par l'*Uredo* et que la saison était très avancée.

Il est très possible que les formes sur l'*Holcus lanatus* et l'*H. mollis*, nommées par Plowright (I, 14), en Angleterre, en 1882, par

Trail (I, 311), en Écosse, en 1890, par Dietel (I, 41), en Allemagne, en 1889 et par Poirault (I, 347), en France, en 1890, sous le nom de *Puccinia Rubigo-vera DC.* (*P. striæformis* Westd, etc.), soient identiques à l'espèce dont je viens de faire la description. Il est aussi possible que la forme dans ces autres endroits montre une plus grande tendance à développer des téleutospores, puisqu'elle y semble être rangée sans difficultés dans sa place systématique.

6. Puccinia Triseti n. sp.

Planche XIII, fig. 26-29.

II. Uredo Triseti. — Sori 0,5-1 mm. longi, 0,3-0,5 mm. lati, brunneo-*flavi*, per paginam folii, imprimis superiorem, sine ordine *subæqualiter dispersi, rari*. Uredosporæ globosæ-ellipsoideæ, aculeatæ, 17,6-28,8 μ diam., *facile germinantes*.

III. Puccinia Triseti. — Sori *minuti*, atrofusci, *hypophylli*, *rari*, epidermide tecti. Teleutosporæ oblongatæ-clavatæ, sæpe obtusæ et obliquæ, 32,0-46,4 μ longæ, cellula basali 16,0-20,8 μ, terminali 20,8-22,4 μ latis, pedicello brevi.

Plante nourricière. — *Trisetum flavescens*.

Spécialisation. — Champignon bien fixé, isophage.

Époque de végétation a Stockholm. — Du commencement d'août à fin d'octobre.

Biologie. — La forme d'*Uredo* a été observée chaque année au Champ d'expériences à partir de l'année 1895, où elle fut observée pour la première fois dans une parcelle ensemencée l'année précédente de graines du *Trisetum flavescens* de Svaloef. Elle fut d'abord trouvée au commencement de septembre. Sur des pieds, pris de cette parcelle et plantés dans le terrain qui entoure la serre, j'ai suivi le développement du champignon pendant toute l'arrière-saison, jusque vers le milieu d'octobre. Le 14 de ce mois, on ne trouvait encore que la forme d'*Uredo* (degré 3) sans aucune trace de *Puccinia*. L'année suivante (1896), j'ai trouvé de l'*Uredo* le 20 juillet (degré 2), du 4 août au 3 octobre (degré 3) et le 29 octobre (degré 4). Cette fois, la forme de *Puccinia* paraissait du 3 octobre au 29 octobre (degré 2). Pendant l'été de 1897, les pieds restaient indemnes jusque vers la fin d'août, par exemple le 19 août. Des traces d'*Uredo* se montrèrent de nouveau en 1898, au mois de septembre.

Il faut probablement supposer que les formes de Rouille sur le *Trisetum flavescens*, auxquelles Plowright (I, 15), en Angleterre,

en 1882, Allescher (I, 28), en Bavière, en 1885 et Schrœter (I, 326), en Silésie, de 1887 à 1889, donnent le nom de *Puccinia Rubigo-vera* DC (*P. striaeformis* Westd., etc.) sont identiques à l'espèce désignée ci-dessus.

*
* *

Parmi les espèces de Rouille dont j'ai fait la description dans ce qui précède, il n'y en a proprement que deux, la Rouille brune du Seigle (*Puccina dispersa*) et la Rouille brune du Froment (*P. triticina*), qui aient de l'importance au point de vue pratique.

La plus importante d'entre elles, sinon pour la Suède, du moins pour d'autres pays, est sans doute la dernière, c'est-à-dire la **Rouille brune du Froment**. A en juger par les descriptions qui se trouvent dans la littérature et par les matériaux des herbiers, c'est surtout cette Rouille qui détruit les champs de Blé dans l'Europe centrale et méridionale, aux États-Unis de l'Amérique septentrionale et en Australie (Eriksson, IV, 143).

On a partout supposé que les autres Graminées, comme par exemple le Seigle, les Bromus, etc., qui portent la Rouille brune, formaient la source principale des destructions du Froment, causées par cette Rouille. On croyait que la maladie se propageait au Froment, des champs du Seigle et des pâturages voisins, mais surtout des bords herbeux des fossés et des routes. L'agriculteur devait donc prendre soin d'éloigner le Froment de ces champs et pâturages, et aussi il ferait bien de couper et de brûler de bonne heure toutes les mauvaises herbes rouillées. Le rapport que je viens de donner montre pourtant que cette supposition est fausse, les formes ressemblantes sur les autres Graminées n'ayant la faculté de se communiquer au Froment que dans des cas exceptionnels, qui du reste sont probablement réduits aux laboratoires et qui ne jouent aucun rôle dans la nature.

On a vu une autre source de cette Rouille du Froment dans l'*Æcidium*, qui çà et là, quelquefois en grande abondance, attaque des Borraginées. Alors on nomme surtout

celle qui paraît sur les *Anchusa*, et souvent dans la littérature on met comme remède contre la maladie l'extermination de ces Borraginées, et on a même proposé de faire des lois à cet égard.

D'après les faits que je viens de citer, il est évident qu'une telle extermination, autant qu'elle soit à désirer sous d'autres points de vue, n'a aucune influence sur l'invasion ni sur l'intensité de la Rouille brune du Froment, l'*Æcidium Anchusæ* ayant rapport à la Rouille brune du Seigle, pas à celle du Froment.

En vain nous portons nos regards dans le voisinage du champ de Blé ou bien dans les mauvaises herbes qui poussent dans le champ même, pour y trouver des sources qui puissent causer l'invasion des pieds de Blé par cette Rouille.

Comme la seule source de la maladie, il nous reste encore la plante elle-même, et quand on doit trancher la question d'où parviennent les premières traces du Champignon, nous pouvons nous figurer deux éventualités.

Ou bien le germe de la Rouille a pénétré dans la plante par les sporidies, détachées des téleutospores, lorsqu'elles germent pendant le printemps, et portées par le vent.

Ou bien, l'origine de la maladie est dans la plante mère qui l'a transmise par les grains, où elle est cachée sous une forme quelconque.

La première de ces deux alternatives peut expliquer à un certain degré l'apparition de la Rouille brune sur le Froment au cœur de l'été, pourvu qu'une infection directe puisse vraiment se faire, — une chose, certainement très probable, mais pas du tout prouvée, même impossible à démontrer à l'aide des procédés de travail connus et employés jusqu'ici, aussi peu quand il s'agit de la Rouille brune que des autres Rouilles des Blés (Eriksson et Henning, II, 66, etc.), — et que le temps d'incubation en ce cas soit au moins d'un mois. Car il est vraisemblable que les téleutospores, qui germent après avoir été exposées à l'air dans les circonstances natu-

relles qui se produisent en hiver, dans la plupart des cas germent en liberté pendant le mois de mai, quelquefois, si les conditions météorologiques sont très favorables, plus tôt encore. Aussi on sait que les premières traces d'*Uredo* sur le Blé d'automne généralement apparaissent au commencement de juillet, sur le Blé de printemps au milieu du même mois.

Pourtant il serait bien difficile d'expliquer pourquoi en ce cas la maladie n'apparaît pas en même temps sur les deux espèces de Froment nommées. Il est vrai qu'on pourrait en chercher l'explication dans le fait que le Blé de printemps, comme ayant été semé dans la première semaine de mai, développe dans la seconde semaine de ce mois des feuilles qui peuvent être contaminées par les sporidies. Le Blé d'automne, au contraire, a commencé à pousser de nouveaux rejetons peut-être dès le mois d'avril. Mais il n'est point sûr qu'une telle explication soit juste.

Cette supposition ne nous aide point à expliquer les traces d'*Uredo* qui apparaissent sur le germe du Blé d'automne, — admettons qu'elles soient très faibles, — un à deux mois après l'ensemencement d'octobre. Il me semble impossible de regarder ces traces comme causées par une contamination des téleutospores germantes, celles de l'année précédente ayant certainement cessé de germer depuis longtemps (Eriksson, IX, 129, etc.) et les nouvelles n'ayant le pouvoir de germer qu'après avoir vécu pendant tout un hiver.

De même, la possibilité d'une propagation de la maladie par de jeunes pieds dans le voisinage, poussant sur de vieux chaumes de Blé et portant la forme d'*Uredo*, n'est point admissible, et même si invraisemblable qu'on ne peut guère la compter. Ces taches d'*Uredo* sur le brin d'automne ne peuvent bien provenir que d'un germe contenu dans le grain lui-même, où il est caché sous une forme quelconque (ERIKSSON, V, 193).

Si l'on suppose que d'une telle source sont nées aussi, à

un degré essentiel, les traces d'*Uredo* qui en été paraissent sur les feuilles de la plante développée, on voit se diminuer la difficulté de comprendre la marche de la maladie. Car, si l'origine de l'invasion en été peut provenir d'une feuille ou d'une paille de Blé, poussant par hasard dans le voisinage et portant des téleutospores, la maladie doit se montrer d'abord dans une ou plusieurs parties de la parcelle pour se propager ensuite dans la parcelle entière. Mais ce n'est point ainsi que se présente la maladie. Dans ce cas, comme en général lorsque la Rouille — de quelle espèce qu'elle soit — apparaît dans une parcelle de Blé, il m'a été impossible de découvrir quelques centres comme sources originaires de la maladie. Au contraire, elle paraît en même temps, au bout de quelques jours, sur toute la parcelle.

Pour expliquer l'apparition des formes, ressemblant à la Rouille brune, que je viens de décrire sous les noms de *Puccinia bromina*, *P. agropyrina*, *P. holcina* et *P. triseti*, il me semble encore indispensable de supposer une source interne de la maladie, transmise par la semence. Ces formes aussi sont plus ou moins nettement fixées, chacune à sa plante nourricière, et certaines de ces espèces ne sont point si fréquentes, ni sauvages, ni cultivées, qu'on puisse chercher dans des pieds malades du voisinage la cause de la maladie des plantes élevées de graines. L'apparition régulière de l'*Uredo bromina* et de l'*U. holcina*, chacun sur ses Graminées, indique évidemment une propagation de la maladie par la semence.

La Rouille paraît sur ces plantes, nommées tout à l'heure, quelques semaines ou mois après l'ensemencement, suivant l'époque différente de l'ensemencement : le commencement du printemps ou la fin de l'été. La même chose est indiquée par l'apparition quelquefois fortuite (chez *Puccinia bromina* sur le *Bromus mollis* à cause de la nature biennale du Champignon) ou bien par l'absence complète (chez *Puccinia holcina*) des formes de *Puccinia* correspondantes aux formes d'*Uredo*.

J'ai cité que si l'on sème au commencement du printemps des graines d'une espèce de *Bromus*, très disposée à la Rouille, l'*Uredo* apparaît le même automne, tandis qu'il tarde à paraître jusqu'à l'année suivante, si les semailles ont eu lieu à la fin de l'été ou à l'automne. Ces cas se laissent bien comparer au fait que la forme d'*Uredo* de la Rouille brune dans le Blé d'automne attaque très peu le brin à l'arrière-saison, mais envahit complètement la plante pendant l'été de l'année suivante. Dans le Blé, aussi bien que dans le *Bromus*, mais surtout dans ce dernier, il faut au germe de la maladie assez longtemps pour parvenir à la maturité et pouvoir causer un accès un peu fort de la maladie. On peut bien se figurer que l'adaptation successive du Champignon sur la plante nourricière est la cause d'une tendance à raccourcir ce temps de maturité, énoncée par le fait que le Champignon dans le Blé, peut développer de l'*Uredo* le même automne — admettons à un degré peu considérable — quoique l'ensemencement ait été tard. Les semailles du Blé doivent avoir lieu à l'automne, tandis qu'on doit semer les graines des *Bromus* au printemps.

Si l'on se figure la chose ainsi, on a aussi un assez bon éclaircissement sur une observation, faite pendant ces dernières années au Champ d'expériences, et pour sûr aussi autre part. C'est que les grandes mottes, touffues et sans épis, d'un Blé d'automne qui a été par erreur, — par exemple, parce qu'il a été désigné comme un Blé de printemps — semé au printemps, sont complètement envahies par l'*Uredo*, et surtout par l'*U. triticina*. A cause des semailles prématurées, le Champignon du Blé d'automne, comme après des semailles normales dans la forme correspondante des *Bromus*, a eu le temps de se développer et de mûrir le même automne.

Enfin si nous portons nos regards sur la **Rouille brune du Seigle** (*Puccinia dispersa*), les faits se présentent d'une manière un peu différente, les téleutospores de cette forme

germant le même automne qu'elles ont été formées, et la forme ayant un état d'*Æcidium* sur les *Anchusa*. Peut-être semble-t-il que par cela l'apparition de l'*Uredo*, même en automne, dans les champs de Seigle soit entièrement expliquée. Mais si l'on considère les faits que je vais nommer, on ne peut regarder comme une chose très importante, ni l'apparition de l'*Æcidium* de cette espèce, ni l'époque différente de germination des téleutospores. C'est que la forme d'*Uredo* de la Rouille brune, selon nos connaissances actuelles à cet égard, n'apparaît pas en plus grande abondance sur le brin du Seigle que sur celui du Froment, et aussi peu souvent aux endroits où cet *Æcidium* est abondant (en Scanie) que là où on l'a trouvé rarement ou jamais (à Stockholm). Ainsi, on est aussi en ce cas réduit à la supposition d'un germe interne dans la semence comme la source principale de la maladie.

* * *

Finalement, quelles conséquences, ayant de l'importance pour l'agriculteur, peut-on tirer des recherches que je viens de citer? La réponse à cette question peut être résumée en ces mots :

A) *Pour la Rouille brune du Froment* (*P. triticina*).

1° L'origine de cette Rouille ne provient pas de contamination extérieure provenant de pieds d'une autre espèce de plantes quelle qu'elle soit.

2° Il y a deux sources possibles de cette Rouille : ou bien la maladie peut se propager au printemps par les téleutospores germantes du Champignon, ou bien la maladie provient d'un germe contenu dans le grain lui-même et hérité de la plante maternelle. De ces deux sources, la dernière est probablement la principale.

3° On ne doit pas engraisser avec de la paille récente du

Froment, attaquée par la Rouille brune, le terrain où l'on va semer du Froment l'année suivante, et on doit même prendre garde d'en engraisser les terrains voisins d'un champ de Froment futur.

B) *Pour la Rouille brune du Seigle* (*P. dispersa*).

1° L'origine de cette Rouille peut provenir à l'arrière-saison sur le brin du Seigle d'automne de contamination extérieure provenant de pieds voisins des *Anchusa* (*A. arvensis* et *A. officinalis*), attaqués par *Æcidium Anchusæ*. Aussi ne doit-on pas laisser pousser ces plantes dans le voisinage d'un champ de Froment.

2° Il y a deux autres sources de cette Rouille. Ou bien la maladie peut se propager en automne par les téleutospores germantes du Champignon, ou bien la maladie provient d'un germe contenu dans le grain lui-même et hérité de la plante maternelle. De ces deux sources, la dernière est probablement la principale.

3° Il est vrai que le Seigle est quelquefois, dans des cas exceptionnels, attaqué par les formes de Champignon, qui, ressemblant à la Rouille brune, apparaissent sur le Froment, le *Triticum repens* et les *Bromus*. Mais pourtant l'origine de la vraie Rouille brune du Seigle n'est pas à chercher dans ces Graminées, d'autant moins que cette Rouille est la plus précoce de toutes les Rouilles brunes.

4° On ne doit pas engraisser avec de la paille récente du Seigle, attaquée par la Rouille brune, le terrain où l'on va semer du Seigle le même automne, et on doit même prendre garde d'en engraisser les terrains voisins d'un champ de Seigle futur.

C *Pour le P. bromina, le P. agropyrina, le P. holcina et le P. Triseti.*

1° Ces Rouilles n'ont presque pas d'importance pour l'agriculture, aucune d'entre elles n'étant la cause de la Rouille brune du Froment ou du Seigle.

2° En choisissant des espèces de *Bromus* pour les gazons, on doit éviter les *B. mollis* et *B. arvensis* (1), comme étant très facilement prédisposés à la Rouille brune. Au contraire, on doit choisir les *B. erectus*, *B. inermis*, etc., qui ne sont pas prédisposés à la Rouille, et qui donnent aussi une plus grande quantité de fourrage.

(1) Ces deux espèces sont aussi très facilement prédisposées à l'*Ustilago bromivora*.

LITTÉRATURE CITÉE

ALLESCHER, ANDREAS. — I. *Verzeichniss in Syd-Bayern beobachteter Pilze. I. Basidiomyceteæ*. Sep. abdr. aus d. g. Ber. d. Bot. Ver. in Landshut, 1885.

DIETEL, P. — I. *Verzeichniss der in der Umgebung von Leipzig beobachteten Uredineen*. Ber. d. Naturf. Ges. zu Leipzig, 1888-89.

ERIKSSON, JAKOB. — I. *Ueber die Specialisirung des Parasitismus bei den Getreidesrostpilzen*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Jahrg. 1894, Bd. XII, H. 9.

— II. *Neue Untersuchungen über die Specialisirung, Verbreitung und Herkunft des Schwarzrostes* (*Puccinia graminis* PERS.). Jahrb. f. wissensch. Bot., 1896, Bd. XXIX, H. 4.

— III. *Einige Beobachtungen über den stammbewohnenden Kiefernblasenrost seine Natur und Erscheinungsweise*. Centr.-bl. f. Bakt., Paras.-kunde u. Inf.-krankh., Abt. II, 1896, Bd. II, No. 12.

— IV. *Welche Rostarten zerstören die australischen Weizenernten?* Zeitschr, f. Pflanzen krankh., 1896, Bd. VI, H. 3.

— V. *Der heutige Stand der Getreiderostfrage*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Jahrg. 1897, Bd. XV, H. 3.

— VI. *Weitere Beobachtungen über die Specialisirung des Getreideschwarzrostes*. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 1897, Bd. VII, H. 3.

— VII. *Neue Beobachtungen über die Natur und das Vorkommen des Kronenrostes*. Centr.-bl. f. Bakt., Paras.-kunde u. Inf.-krankh., Abt. II, 1897, Bd. III, Nr. 11/12.

— VIII. *Zur Charakteristik des Weizenbraunrostes*. Ib., Nr. 9/10.

— IX. *Über die Dauer der Keimkraft in den Wintersporen gewisser Rostpilze*. Ib., 1898, Bd. IV, Nr. 9.

— et HENNING, ERNST. — I. *Die Hauptresultate einer neuen Untersuchung über die Getreideroste*. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 1894, Bd. IV, H. 2-5.

— — II. *Gic Petreideroste, ihre Geschichte und Natur, sowie Massregeln gegen dieselben*. Stockholm, 1896.

FUCKEL, L. — *Enumeratio Fungorum Nassoviæ*. Jahrb. d. Ver. f. Naturk. im Herz. Nassau, 1860, H. 15.

PLOWRIGHT, C. B. — I. *The connection of Wheat Mildew* (*Puccinia graminis Pers.*) *with the Barberry Æcidium* (*Æcidium Berberidis* GMEL.) [Gard. Chron., Ser. 2, Vol. 18, 1882]. Repr. fr. the Rec. of the Woolhope Transactions, 1887.

POIRAULT, G. — I. *Les Urédinées et leurs plantes nourricières*. Journ. d. Bot., 1890, T. 4.

SCHROETER, J. — I. *Pilze*. F. Cohns Kryptogamen flora von Schlesien, 1887-89. Bd. 3, Lief. 3.

TRAIL, J. W. H. — I. *Revision of the Uredineæ and the Ustilagineæ of Scotland* Scott. Naturalist., 1890, Sér. II, Vol. 4.

WESTENDORP, G. D. — I. *Quatrième notice sur quelques Cryptogames récemment*

découvertes en Belgique. Bull. de l'Ac. R. d. Sc. de Belg., 1854, F. XXI, P. 2.

WETTSTEIN, R. VON. — I. *Vorarbeiten zu einer Pilzflora der Steiermark*. Verh. d. K. K. Zool. Bot. Ges. in Wien, 1885, Bd XXXV.

WINTER, G. — I, *Die Pilze Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*. Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamenflora. Aufl. 2, 1880-84, Bd I, Abt. 1.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XI

Fig. 1-6. — *Puccinia dispersa Eriks.* : Fig. 1, feuille de Seigle, surface supérieure, avec *Uredo dispersa*, 14 juillet 1898 (5/1). — Fig. 2, Urédospores, 14 juillet 1898 (375/1). — Fig. 3, feuille de Seigle, surface inférieure, avec *Puccinia dispersa*, 20 juillet 1898 (5/1). — Fig. 4, Téleutospores, 20 juillet 1898 (500/1). — Fig. 5, feuille d'*Anchusa arvensis*, surface inférieure, avec *Aecidium Anchusæ*, 15 août 1898 (1/1). — Fig. 6, Aecidiospores, 15 août 1898 (375/1).

Fig. 7-11. — *Puccinia triticina* n. sp. : Fig. 7, feuille de Froment, surface supérieure, avec *Uredo triticina*, 3 août 1896 (5/1). — Fig. 8, Urédospores, 4 août 1898 (375/1). — Fig. 9, paille et fig. 10, feuille, surface inférieure de Froment, avec *Puccinia triticina*, 4 août 1898 (5/1). — Fig. 11, Téleutospores, 4 août 1898 (500/1).

PLANCHE XII

Fig. 12-17. — *Puccinia bromina* n. sp. : Fig. 12, feuille de *Bromus secalinus*, surface supérieure, avec *Uredo bromina*, 25 août 1897 (5/1). — Fig. 13, Urédospores de feuille de *Bromus mollis*, 20 août 1897 (375/1). — Fig. 14, gaine, fig. 15, feuille, surface inférieure, et fig. 16, paille, dedans, de *Bromus mollis*, avec *Puccinia bromina*, 10 juillet 1896 (5/1). — Fig. 17, Téleutospores de feuille de *Bromus macrostachys*, 29 août 1897 (500/1).

Fig. 18-21. — *Puccinia agropyrina* n. sp. : fig. 18, feuille de *Triticum repens*, surface supérieure, avec *Uredo agropyrina*, 12 octobre 1898 (5/1). — Fig. 19, Urédospores, 15 octobre 1898 (375/1). — Fig. 20, feuille, surface inférieure, avec *Puccinia agropyrina*, 20 octobre 1898 (5/1). — Fig. 21, Téleutospores, 20 octobre 1893 (500/1).

PLANCHE XIII

Fig. 22-25. — *Puccinia holcina* n. sp. : Fig. 22, feuille d'*Holcus lanatus*, surface supérieure, avec *Uredo holcina*, 26 septembre 1895 (5/1). — Fig. 23, Urédospores, 7 octobre 1895 (375/1). — Fig. 24, gaine, avec *Puccinia holcina*, 10 août 1896 (5/1). — Fig. 25, Téleutospores, 10 août 1896 (500/1).

Fig. 26-29. — *Puccinia Triseti* n. sp. : Fig. 26, feuille de *Trisetum flavescens*, surface supérieure, avec *Uredo Triseti*, 25 septembre 1895 (5/1). — Fig. 27, Urédospores, 10 août 1896 (375/1). — Fig. 28, feuille, surface inférieure, avec *Puccinia Triseti*, 10 août 1896 (5/1). — Fig. 29, Téleutospores, 10 août 1896 (500/1).

RECHERCHES

SUR LA

STRUCTURE DE LA FEUILLE DES FOUGÈRES

ET SUR LEUR CLASSIFICATION

Par M. P. PARMENTIER.

La lecture des travaux de Duval Jouve, Van Tieghem, Lachmann, Poirault, Colomb, etc., sur l'anatomie des Fougères, m'a décidé à entreprendre l'étude taxinomique de ces plantes, en la basant à la fois sur l'anatomie et la morphologie externe.

J'ai examiné la feuille (limbe et pétiole) d'une soixantaine de genres, ainsi que toutes les espèces françaises, sur de nombreux échantillons frais et secs.

La conformation des faisceaux ligneux pétiolaires considérés surtout *à la base de l'organe*, la forme et la structure des poils épidermiques, l'existence apparente ou l'absence dans le pétiole de canaux oléo-résinifères, la structure du mésophylle, etc., constituent un ensemble de caractères de premier ordre qui, combinés judicieusement avec ceux du dehors employés jusqu'à ce jour par les monographes, m'on servi à subordonner systématiquement les familles et les genres de l'ordre des *Eufilicinées*, tout en jetant un jour nouveau sur la filiation de ces diverses entités taxinomiques.

Une étude critique de nos espèces indigènes fait suite à

cette partie de l'ouvrage, lequel se termine par un tableau analytique des vingt-deux genres de la *Flore française*, dressé exclusivement à l'aide des caractères anatomiques.

Je suis heureux d'exprimer ici mes sentiments de profonde reconnaissance à M. Éd. Bornet, membre de l'Institut, à qui je dédie ce travail, et à mon ancien et cher maître, M. le D[r] Magnin, directeur de l'Institut botanique de Besançon, pour les nombreuses observations personnelles et les notes bibliographiques qu'il m'a gracieusement communiquées. Je remercie sincèrement M. J. Poisson, assistant au Muséum de Paris, et M. C. de Rey-Pailhade, botaniste, pour avoir mis à ma disposition, l'un de nombreux échantillons secs du Muséum, l'autre, tous ses cartons de Fougères.

CHAPITRE PREMIER

CLASSIFICATION.

Linné et les de Jussieu ont tiré les caractères génériques des Fougères de la présence ou de l'absence de l'indusium, ainsi que de sa forme.

Adanson fut le premier qui tint compte de l'anneau des sporanges.

Smith (1793) se servit des sporanges pour établir les principes de sa classification.

J.-J. Bernhardi (1) (1799) divisa les Fougères en deux groupes, l'un caractérisé par des sporanges pourvus d'un anneau ; l'autre, par des sporanges sans anneau.

Il compléta sa classification en 1806, en créant trois sous-ordres : *Gyratæ veræ*, *Pseudogyratæ* et *Agyratæ*.

O. Swartz (2) (1800) publia une classification qui n'est

(1) J.-J. Bernhardi, *Tentamen novum generum Filicum*, etc. (Schrader, Journ. für die Botanik, t. I; Göttingen, 1799).

(2) O. Swartz, 1° *Genera et species Filicum ordine systematico redactarum*, etc. Göttingen, 1801. — 2° *Synopsis Filicum, earum genera et species systematice complectens*. Kiliæ, 1806.

autre chose que celle de Bernhardi. Il décrivit trente genres groupés en deux séries : *Filices annulatæ* et *Filices exannulatæ*.

En 1805, le même auteur complète et modifie sa première classification en décrivant trente-huit genres répartis en *Gyratæ soris*, *Spuriæ gyratæ capsulis* et *Agyratæ capsulis*.

Dès 1801, Willdenow (1) distinguait aussi, dans les Filicinées, les *Annulatæ* et les *Exannulatæ*. Mais en 1810, il divisa la classe en six ordres, à savoir : *Gonoptérides*, *Stachyoptérides*, *Poroptérides*, *Schismatoptérides* et *Hydroptérides*.

R. Brown (2) (1810) reprend le caractère des sporanges annelés ou exannelés, ainsi que leur mode de déhiscence, pour subdiviser la classe des Filicinées en familles plus ou moins naturelles.

Desvaux (3) (1827) et Ad. Brongniart (1828) établissent respectivement leur classification en attachant une dignité de premier ordre aux caractères fondés sur la déhiscence des sporanges annelés ou exannelés.

Avec Kaulfuss (1827) apparaît le caractère tiré de la fronde involutée ou circinée. Cet auteur se sert aussi des sporanges munis ou dépourvus d'anneau.

Du Mortier (4) (1829) divise ses *Filices* en cinq tribus : 1° *Osmondaceæ*; 2° *Marattiaceæ*; 3° *Gleicheniеæ* ; 4° *Polypodieæ*; 5° *Trichomaneæ*. La subdivision des *Polypodieæ* en trois groupes (*Polypodeæ*, *Asplenieæ* et *Cyatheæ*) indique un pas en avant vers la classification naturelle.

C.-F.-P. Von Martius (5) (1835) divise les Filicinées en deux séries basées sur le mode de fructification. Il subdivise ensuite les *Filices* de la manière suivante :

(1) Willdenow, 1° *Bemerkungen über einige seltene Farrenkräuter*. Erfurt, 1801-1802. — 2° *Species plantarum*, t. V, pars 1. Berolini, 1810.
(2) R. Brown, *Prodromus Floræ Novæ Hollandiæ*. Londini, 1810.
(3) Desvaux, *Prodrome de la famille des Fougères* (Ann. Soc. linn. de Paris, VI° vol., 1827).
(4) Du Mortier, *Analyse des familles des plantes*. Tournay, 1829.
(5) Von Martius, *Conspectus Regni vegetabilis*, etc. Nürnberg, 1835.

Ordo IX. — FILICES L.

Fam. 1. *Polypodiaceæ* R. Br.
— 2. *Cyatheaceæ* Kaulf.
— 3. *Hymenophylleæ* Brongn.
— 4. *Gleicheniaceæ* Kge.
— 5. *Schizacaceæ* Kaulf.
— 6. *Osmundaceæ* R. Br.
— 7. *Parkeriaceæ* Hook. et Grev.

S. Endlicher (1) (1836-1840) établit la classification suivante :

FILICES.
Ordo I. *Polypodiaceæ*.
Subord. 1. Polypodieæ.
— 2. Cyatheaceæ.
— 3. Parkerieæ.
— II. *Hymenophylleæ*.
— III. *Gleicheniaceæ*.
— IV. *Schizæceæ*.
— V. *Osmundaceæ*.
— VI. *Marattiaceæ*.
— VII. *Ophioglosseæ*.

Meissner (2) (1836-1843) n'ajoute rien de nouveau à ses prédécesseurs. Les *Annulatæ* et les *Exannulatæ* constituent les deux divisions principales de sa classification. Les douze tribus qui composent le sous-ordre de ses *Polypodiaceæ* ne sauraient toutes y être maintenues.

Presl (1836) adopta une classification beaucoup plus complète que l'on peut résumer de la façon suivante :

Ordo I. — FILICES.
Subordo I. — **Helicogyratæ.**
Trib. I. *Gleichniaceæ*.
— II. *Cyatheaceæ*.
Subordo II. — **Cathetogyratæ.**
Cohors I. HYMENOPHORÆ.
Tribu I. *Peranemaceæ*.
— II. *Aspidiaceæ*.
Sect. 1. Nephrodiariæ.
— 2. Aspidiariæ.

(1) S. Endlicher, *Genera plantarum*. Vindobonæ, 1836-1840.
(2) Meissner, *Plantarum vascularium genera secundum ordines naturales digesta...*, etc. Lipsiæ, 1836-1843.

Tribu III. *Aspleniaceæ.*
Sect 1. Cystopterideæ.
— 2. Blechnaceæ.
— 3. Asplenariæ.
— 4. Diplazieæ.
— 5. Scolopendrieæ.
— IV. *Davalliaceæ.*
Sect. 1. Davallieæ.
— 2. Hymenophylleæ.
— 3. Lindsaeaceæ.
— V. *Dicksoniaceæ.*
— VI. *Adiantiaceæ.*
Sect. 1. Adiantariæ.
— 2. Lonchitidæ.
Cohors II. GYMNOSOREÆ.
Tribu VII. *Vittariaceæ.*
— VIII. *Polypodiaceæ.*
Sect. 1. Struthiopterideæ.
— 2. Polypodieæ.
— 3. Lecanopterideæ.
— IX. *Grammitaceæ.*
Sect. 1. Grammitideæ.
— 2. Hemionitideæ.
— X. *Tænitideæ.*
— XI. *Acrostichaceæ.*
Ordo II. — PARKERIACEÆ.
— III. — SCHIZÆACEÆ.
— IV. — OSMUNDACEÆ.
— V. — MARATTIACEÆ.
— VI. — OPHIOGLOSSEÆ.
— VII. — LYCOPODIACEÆ.

W.-J. Hooker (1) (1842) ajouta au tableau précédent une douzième tribu, celle des *Hyménophyllées*, ainsi que six familles omises par Presl. Ce qui fait en somme la nomenclature de cent soixante-seize genres.

Lindley (2) (1845) réduit la classe des *Filicales* aux trois ordres : *Ophioglossées*, *Polypodiacées* et *Danéacées*. L'ordre des *Polypodiacées* est seul subdivisé en sept sous-ordres assez hétérogènes et non admissibles.

Fée (3) (1850-1852) base surtout sa classification sur la présence ou l'absence d'anneau sur les sporanges, le mode

(1) Hooker, *Genera Filicum*. London, 1842.
(2) Lindley, *The vegetable Kingdom*. London, 1853.
(3) Fée, *Genera Filicum*. Paris-Strasbourg, 1850-1852.

de déhiscence de ces derniers et la préfoliation circinale ou dressée. Cet auteur est plus complet et se rapproche souvent plus de la vérité que ceux qui l'ont précédé.

Voici le tableau, très savant et très précis, qui lui a servi à caractériser ses familles dont une, celle des *Angyoptéridées*, a été créée par lui.

Fougères	à préfoliation circinale.	Un anneau	vertical.	Déhiscence nulle ou pouvant s'exercer sur tous les points.............		*Hyménophyllacées.*
				Déhiscence s'opérant en un point ou *stoma* (partie modifiée de l'anneau)..		*Polypodiacées.*
			transversal.......................			*Gléichéniacées.*
			apicilaire.	Anneau incomplet.......		*Osmundacées.*
				Anneau complet.	Sporanges clos dans le jeune âge..........	*Schizéacées.* *Lygodiacées.*
					Sporanges ouverts par une fente congénitale.........	*Angyoptéridées.*
		Point d'anneau	Sporanges libres..................			*Marattiacées.*
			Sporanges captifs dans le sporothèce..........................			*Danéacées.*
	à préfoliation dressée...........................					*Ophioglossacées.*

Payer (1) (1850) base sa classification des Fougères, ainsi que celles des autres Cryptogames vasculaires, sur l'état de réunion ou de distinction des sporanges. De même que ses devanciers, il a admis dans l'ordre des *Polypodiacées*, des tribus telles que les *Cyathées*, les *Gléicheniées*, les *Osmundées* et les *Schizéacées*, qui ne doivent pas y être maintenues.

G. Mettenius (2) (1856) subdivise ses *Filices* en huit ordres: 1° *Polypodiaceæ*; 2° *Cyatheaceæ*; 3° *Hymenophylleæ*; 4° *Gleicheniaceæ*; 5° *Schizeaceæ*; 6° *Osmundaceæ*; 7° *Marattiaceæ* et 8° *Ophioglosseæ*. Les six premiers sont légitimes et, sauf leur rang qui est défectueux, doivent être maintenus.

John Smith (3) (1857-1866) établit trois ordres subdivisés en tribus de la manière suivante :

(1) Payer, *Botanique cryptogamique*. Paris, 1850.
(2) Mettenius, *Filices horti botanici Lipsiensis*. Leipzig, 1856
(3) J. Smith, *Cultivated Ferns...*, etc. London, 1857-1860.

Ordre I. — POLYPODIACEÆ.
- Tribu I. Polypodieæ.
  - Div. 1. *Eremobrya* J. Sm.
  - — 2. *Desmobrya* J. Sm.
- — II. Acrostichеæ.
- — III. Pterideæ.
- — IV. Asplenieæ.
- — V. Aspidieæ.
- — VI. Dicksonieæ.
- — VII. Cyatheæ.
- — VIII. Gleichenieæ.
- — IX. Schizaeæ.
- — X. Osmundeæ.

Ordre II. — MARATTIACEÆ.
— III. — OPHIOGLOSSACEÆ.

Les deux divisions des *Polypodieæ*, créées par l'auteur et basées sur le mode de vernation des frondes, ainsi que sur l'adhérence ou l'articulation de ces frondes avec le rhizome, sont plus artificielles que réelles. Quant aux tribus du premier ordre, beaucoup doivent en être enlevées.

Th. Moore (1) (1857) commet les mêmes erreurs dans la subdivision de ses *Polypodiaceæ*, mais il comprend, avec raison, dans la tribu des *Polypodineæ*, de nombreux genres qui ne sauraient figurer ailleurs. Les *Dicksonieæ* sont les seuls, à ma connaissance, qui doivent en être écartés. Cet auteur est fort complet au point de vue de l'énumération des genres.

John Smith (2) (1866) donne une nouvelle classification bien meilleure que sa première, qui se résume de la manière suivante :

Ordre I. FILICES. (Annulatæ.)
- S.-ordre I. Polypodiaceæ.
  - Div. I. Eremobrya.
    - Tribu 1. *Oleandreæ*.
    - — 2. *Davalleæ*.
    - — 3. *Polypodeæ*.
  - Div. II. Desmobrya.
    - — 4. *Acrosticheæ*.
    - — 5. *Grammiteæ*.
    - — 6. *Phegopterideæ*.
    - — 7. *Pterideæ*.
    - — 8. *Blechneæ*.
    - — 9. *Aspleneæ*.
    - — 10. *Dicksoneæ*.
    - — 11. *Cyatheæ*.
- Sous-ordre II. — Gleicheniaceæ.
- — III. — Hymenophyllaceæ.
- — IV. — Osmundaceæ.
  - Tribu 1. *Schizaeæ*.
  - — 2. *Osmundeæ*.

(1) Th. Moore, *Index Filicum*. London, 1857.
(2) J. Smith, *Ferns : British and foreign*. London, 1866.

Ordre II. — MARATTIACEÆ. } (Exannulatæ.)
— III. — OPHIOGLOSSACEÆ. }

Nous voyons, cette fois, les Fougères nettement séparées des *Exannulatæ*.

L'auteur comprend dans un même sous-ordre les *Schizeæ* et les *Osmundeæ :* il commet une exagération qui a été évitée par ses successeurs, mais néanmoins il indique entre ces deux groupes un rapprochement qui sera confirmé par l'anatomie.

J.-E. Bommer (1) publie, en 1867, une monographie très détaillée et très érudite de la classe des Fougères. Étant donnée l'importance de ce travail, je crois nécessaire de le résumer dans ses grandes lignes.

A. — EUFILICINEÆ.	**1. Annulateæ.** Anneau complet, horizontal ou oblique, entourant complètement le sporange.....	Ordre I. GLEICHENIACEÆ Kunze.	*Platyzoma* R. Br. *Gleichenia* Sm. *Mertensia* Willd.
		Ordre II. HYMENOPHYLLACEÆ Pr.	*Trichomanoideæ* Kaulf. *Hymenophylloideæ* Presl.
		Ordre III. LOXSOMACEÆ Mihi.	
	2. Pseudo-annulateæ. Faux anneau articulé incomplet, vertical, apicilaire ou rudimentaire, n'entourant point complètement le sporange.	Ordre IV. POLYPODIACEÆ R. Br.	*Davallioideæ* Kaulf. *Cyatheineæ* Moore. *Sphærochlamideæ*. *Matonineæ* Moore. *Aspidineæ*. *Asplenineæ*. *Blechnoideæ* Kaulf. *Pteridineæ* Fée. *Parkerieæ* Hook. *Polypodineæ* Moore.
		Ordre V. SCHIZÆACEÆ Kaulf.	*Euschizæaceæ* Presl. *Anemiaceæ* Presl. *Mohriaceæ* Presl.
		Ordre VI. LYGODIACEÆ Presl.	*Ligodium* Sw. *Hydroglossum* Poir.
		Ordre VII. OSMUNDACEÆ R. Br.	*Osmunda* L. *Todea* Willd. *Leptopteris* Presl.
		Ordre VIII. ANGIOPTERIDEÆ Fée.	*Angiopteris* Hoffm.
		Ordre IX. MARATTIACEÆ Kaulf.	*Marattieæ* Presl. *Kaulfussieæ* Presl.
		Ordre X. DANÆACEÆ Agard.	*Danæa* Sm. *Heterodanea* Presl. *Danæopsis* Presl.

(1) J.-E. Bommer, *Monographie de la classe des Fougères*. Bruxelles, 1867.

B. — PSEUDOFILICINEÆ.	Ordre XI. OPHIOGLOSSINEÆ Dun.	*Botrychiaceæ* Presl. *Helminthostachydeæ* Pr. *Ophioglosseæ* R. Br.

Cette savante classification, tirée des sporanges annelés, pseudo-annelés ou exannelés, de la position verticale ou horizontale de l'anneau, de l'indusium et de la disposition des sores, est très méthodique.

La distinction des *Gleicheniaceæ*, *Hymenophyllaceæ*, *Loxsomaceæ*, *Schizeaceæ*, *Ligodiaceæ*, etc., en un mot de tous les ordres de sa tribu des *Eufilicinées*, est approuvée par l'anatomie. Nul doute que si l'auteur eût connu les caractères internes des plantes dont il a si bien interprété les données morphologiques, il eût modifié l'ordre suivant lequel il a disposé ses divisions. Quant à la sous-classe des EXANNULATEÆ, elle doit être nécessairement distraite des EUFILICINÉES.

M. Van Tieghem (1) (1898) subdivise l'ordre des Fougères en six familles, en se basant sur la direction de l'anneau, complet ou incomplet, du sporange, de sa position, ainsi que sur la localisation des sporanges. Sa classification se résume de la manière suivante :

			sporanges	
Anneau	transversal	complet	à l'extrémité de la feuille........	Fam. I. HYMÉNOPHYLLACÉES.
			sur la face infér. de la feuille...	— II. GLÉICHÉNIACÉES.
		latéral......................		— III. OSMUNDACÉES.
		polaire....................		— IV. SCHIZÉACÉES.
	longitudinal	complet.........		— V. CYATHÉACÉES.
		incomplet..................		— VI. POLYPODIACÉES. Tribu 1. *Acrostichées*. — 2. *Polypodiées*. — 3. *Aspléniées*. — 4. *Aspidiées*. — 5. *Davalliées*.

L'illustre botaniste met, avec raison, en première ligne la famille des *Hyménophyllacées*. Celle des *Schizéacées*, qui figure au quatrième rang, doit occuper le second ; de ce fait, les

(1) Ph. Van Thieghem, *Traité de botanique*, t. II, 2e édit., 1898.

familles II et III occuperont le troisième et le quatrième rang. Les autres sont bien à leurs places.

La famille des *Polypodiacées* a été subdivisée en de nombreuses tribus dont les principales seulement sont citées par l'auteur. Les caractères qui ont servi à les établir sont tirés de la position des sores et de la présence ou de l'absence d'un indusium.

M. Van Tieghem a rejeté définitivement de l'ordre des Fougères les *Marattiacées* et les *Ophioglossacées*, que bon nombre d'auteurs avant lui s'étaient obstinés à y faire figurer. L'anatomie lui donne raison.

Le D[r] Adolf Engler (1898) distingue sept familles dans le sous-ordre de *Eufilicinæ*. La plupart de ces familles sont subdivisées en sections qui, à leur tour, comprennent des genres en nombre variable. Voici, en ce qui concerne ce sous-ordre, un tableau synoptique de la classification du D[r] Engler (Voy. p. 301) (1) :

De même que M. Van Tieghem, le D[r] Engler débute par les *Hyménophyllacées*, mais il rejette à la fin les *Gleichéniacées*, *Schizéacées* et *Osmundacées* qui doivent, au contraire, ainsi que nous le verrons, être rapprochées des *Gleichéniacées*.

Une nouvelle famille, celle des Matoniacées, apparaît dans la classification du D[r] Engler, elle doit figurer à la suite des *Osmundacées*.

Les autres modifications à introduire dans la classification de ce savant ressortiront clairement de celle que j'ai faite et dont j'indique les grandes lignes de la manière suivante (Voy. p. 302) :

(1) Engler, *Syllabus der Pfanzenfamilien*, etc. Berlin, 1898.

Sous-ordre EUFILICINÆ.

- **Fam. I. Hymenophyllaceæ**
  - *Hymenophyllum.*
  - *Trichomanes.*
- **Fam. II. Cyatheaceæ.**
  - DICKSONIÆ
    - *Dicksonia.*
    - *Cibotium.*
  - ALSOPHILÆ
    - *Cyathea.*
    - *Alsophila.*
    - *Hemitelia.*
- **Fam. III. Polypodiaceæ.**
  - ACROSTICHÆ
    - *Elaphoglossum.*
    - *Polybotrya.*
    - *Chrysodium.*
    - *Rhipidopteris.*
  - VITTARIÆ
    - *Vittaria.*
    - *Antrophium.*
  - GYMNOGRAMMÆ
    - *Hemionotis.*
    - *Gymnogramme.*
  - POLYPODIÆ
    - *Polypodium.*
    - *Platycerium.*
  - PARKERIÆ
    - *Ceratopteris.*
  - PTERIDÆ
    - *Pteris.*
    - *Adiantum.*
    - *Nothoclæna.*
    - *Cryptogramme.*
    - *Allosurus.*
    - *Cheilanthes.*
  - LONCHITIDÆ
    - *Pteridium.*
    - *Lonchitis.*
  - ASPLENÆ
    - Blechninæ.
      - *Blechnum.*
      - *Voodwardia.*
    - Aspleninæ.
      - *Asplenum.*
      - *Scolopendrium.*
      - *Diplacium.*
      - *Athyrium.*
  - ASPIDIÆ
    - *Aspidium.*
    - *Phegopteris.*
    - *Dryopteris.*
    - *Cystopteris.*
    - *Woodsia.*
    - *Onoclea.*
    - *Struthiopteris.*
  - DAVALLIEÆ
    - *Lindsaya.*
    - *Davallia*
- **Fam. IV. Matoniaceæ**
  - *Matonia.*
- — **V. Gleicheniaceæ**
  - *Gleichenia.*
- — **VI. Schizeaceæ**
  - *Schizea.*
  - *Aneimia.*
  - *Mohria.*
  - *Lygodium.*
- — **VII. Osmundaceæ**
  - *Osmunda.*
  - *Todea.*
  - *Leptopteris.*

Ordre des FOUGÈRES.

Famille	Tribu	Sous-tribu	Genre
Fam. I. **Hyménophyllacées**			Genre 1. *Hymenophyllum.*
			— 2. *Trichomanes.*
			— 3. *Didymoglossum.*
— II. **Loxsomacées**			— 4. *Loxsoma.*
— III. **Schizéacées**	SCHIZÉINÉES.		— 5. *Aneimia.*
			— 6. *Mohria.*
			— 7. *Schizea.*
	LYGODINÉES.		— 8. *Lygodium.*
— IV. **Gléichéniacées**			— 9. *Platyzoma.*
			— 10. *Gleichenia.*
			— 11. *Mertensia.*
— V. **Osmundacées**			— 12. *Osmunda.*
			— 13. *Leptopteris.*
			— 14. *Todea.*
— VI. **Matoniacées**			— 15. *Matonia.*
Fam. VII. **Cyathéacées.**	DICKSONIÉES		— 16. *Dicksonia.*
			— 17. *Cibotium.*
			— 18. *Dennstædtia.*
	ALSOPHILÉES		— 19. *Cyathea.*
			— 20. *Alsophila.*
			— 21. *Hemitelia.*
Fam. VIII. **Polypodiacées.**	PLATYCÉRIÉES		— 22. *Platycerium.*
	PARKÉRIÉES		— 23. *Ceratopteris.*
	ACROSTICHÉES		— 24. *Chrysodium.*
			— 25. *Polybotria.*
			— 26. *Acrostichum.*
			— 27. *Rhipidopteris.*
	VITTARIÉES		— 28. *Vittaria.*
			— 29. *Antrophium.*
	GYMNOGRAMMÉES		— 30. *Hemionotis.*
			— 31. *Gymnogramme.*
	PTÉRIDÉES		— 32. *Cheilanthes.*
			— 33. *Nothoclœna.*
			— 34. *Cryptogramme.*
			— 35. *Allosurus.*
			— 36. *Pteris.*
			— 37. *Adiantum.*
	DAVALLIÉES		— 38. *Lindsaya.*
			— 39. *Davallia.*
	LONCHITIDÉES		— 40. *Lonchitis.*
			— 41. *Pteridium.*
	ASPLÉNÉES.	Diplazinées.	— 42. *Diplazium.*
		Aspléninées	— 43. *Asplenum.*
			— 44. *Scolopendrium.*
			— 45. *Ceterach.*
		Blechninées	— 46. *Woodwardia.*
			— 47. *Blechnum.*
	ASPIDIÉES.	Cystoptéridées.	— 48. *Athyrium.*
			— 49. *Cystopteris.*
			— 50. *Woodsia.*
			— 51. *Phegopteris* (incl. *Dryopteris*).
			— 52. *Onoclea.*
		Hémesthéminées.	— 53. *Hemestheum oreopteris* Mihi. *Hemestheum thelypteris* Mihi.
		Aspidinées.	— 54. *Aspidium. Polystichum* (*sub. gen.*)
			— 55. *Nephrolepis.*
	POLYPODIÉES		— 56. *Polypod. vulgare*, etc.

CHAPITRE II

VALEUR TAXINOMIQUE DES CARACTÈRES ANATOMIQUES.

La racine et la tige des Fougères ont été peu étudiées au point de vue taxinomique. M. Poirault (1) n'établit aucun rapprochement entre les diverses entités de la classe à l'aide des caractères qu'il a rencontrés dans ces organes.

M. J.-P. Lachmann (2) nous fait pressentir que la racine des Fougères ne peut guère fournir de caractères de classification. Ainsi, il n'a pas trouvé moins de quatre modes différents pour l'insertion des racines dans le genre *Adiantum*, dont l'homogénéité est si généralement reconnue (3). Ces mêmes modes d'insertion se retrouvent dans certaines espèces des genres *Davallia*, *Cheilanthus* et *Pteris* avec lesquelles les *Adiantum* ont des affinités incontestables. Il n'est donc pas possible de distinguer entre eux ces divers genres à l'aide des caractères fournis par la racine ; ils ne permettent que quelques rapprochements d'ailleurs excellents.

Plus loin (4), le même auteur dit qu'il existe un enchaînement remarquable entre certaines tribus d'une même famille (entre *Aspléniées* et *Aspidiées*, *Adiantées* et *Ptéridées*, *Balantiées* et *Cyathéacées*) que l'on s'accorde à rapprocher dans les classifications basées sur les seuls caractères externes.

D'après M. Lachmann encore, l'anatomie de la racine confirme l'opinion des botanistes qui ont séparé les *Phegopteris* des *Polypodiées*, pour les placer dans les *Aspidiées*; elle impose la réunion du *Polypodium alpestre* Hoppe (*P. rhæticum* L.) avec l'*Athyrium Filix-femina* Roth, ou tout au

(1) Poirault, *Recherches sur les Cryptogames vasculaires* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. XVIII, 1893).

(2) Lachmann, *Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (Thèse de doctorat. Paris, 1889).

(3) Ibid., *Op. cit.*, p. 123.

(4) Ibid., *Op. cit.*, p. 170.

moins le rapprochement de ces deux plantes, si l'on accorde à la première le rang d'une bonne espèce.

N'ayant pu examiner la racine et la tige des Fougères, faute de matériaux suffisants, je suis heureux de voir les quelques rapprochements indiqués par la racine entièrement confirmés par la combinaison de ceux que fournit l'anatomie de la feuille et les caractères morphologiques externes.

a. *Stomates.* — Ces appareils ne peuvent servir à caractériser les genres, en raison de leur variabilité de développement. Tantôt le stomate est isolé au milieu d'une cellule sans aucune cloison d'attache, tantôt deux cloisons existent à ses extrémités, de telle sorte que le stomate est enveloppé de deux cellules parallèles à l'ostiole, rappelant le type *rubiacé*. Ailleurs, le stomate rappelle le type *crucifère* ou le type *renonculacé*. Comme on le voit, il ne faut pas songer à employer le mode de développement des stomates comme caractère de détermination. Je ferai remarquer néanmoins que le type *crucifère* est nettement prépondérant. L'absence de stomates sur le limbe sert à caractériser les *Hyménophyllacées*.

b. *Poils.* — La plupart des genres de la classe des Fougères possèdent des poils simples, unisériés, ordinairement paucicellulaires, longs ou courts à extrémité aiguë, quelquefois arrondie (*Lindsaya fumarioides*, *Scolopendrium*, *Asplenum*, *Phegopteris divergens*).

D'autres genres (*Hymenophyllum*, *Trichomanes*, *Aneimia*) ont en outre des poils étoilés, plus ou moins pédicellés, 1-cellulaires sur toute leur longueur, excepté au point d'articulation des tranches où existe une cloison.

De gros poils glandulifères, à adénophore court, se rencontrent en abondance sur l'épiderme inférieur de quelques espèces (*Gymnogramme calomelanos*, *Cheilanthes viscosa*, etc.). Ces divers poils circonscrivent assez nettement des groupes naturels ou permettent d'opérer des rapprochements approuvés par la morphologie.

c. *Cristaux.* — L'oxalate de calcium qui existe chez les Fougères a été étudié par MM. de Bary (1877), Terletzki (1884), Lachmann, Gœbeler (1886), Axel Vinge (1889), Kohl (1889), Giesenhagen (1892), Poirault (1893), etc. Ce dernier surtout a porté ses recherches sur presque tous les genres des *Cyathéacées* et des *Polypodiacées*. Il a trouvé des cristaux d'oxalate de calcium dans la moitié de ces genres. « Toutefois, dit-il, il ne faudrait pas conclure de la présence d'oxalate, dans quelques espèces, que ce produit se rencontre dans toutes ou même dans la majorité de ces espèces. » C'est là aussi mon opinion ; de sorte que l'existence ou l'absence de ce sel n'a rien de fixe ni dans les genres, ni dans les groupes supérieurs : il ne peut servir que comme caractère spécifique.

d. *Canaux oléo-résinifères.* — Le pétiole des *Osmundacées*, *Matoniacées*, *Cyathéacées* et *Platycériées* renferme abondamment, soit dans le parenchyme cortical, soit dans le liber ou dans ces deux tissus à la fois, de larges cellules remplies d'une substance oléo-résinifère jaune clair ou brun marron qui, vues en coupe longitudinale, affectent l'aspect de véritables canaux, étant donnée leur longueur comparée à celle des cellules environnantes. L'existence *apparente* de ces canaux est un excellent caractère de classification qui circonscrit certaines familles ou certains genres, tout en indiquant des affinités remarquables.

e. *Sclérenchyme sous-épidermique.* — Le parenchyme cortical du pétiole est presque toujours fortement sclérifié en couronne à sa périphérie. C'est là un caractère commun à la grande majorité des Fougères. Le cas où cette couronne mécanique est séparée de l'épiderme par deux ou trois assises de parenchyme à parois minces et non sclérifiées est fort rare, mais très constant chez les *Platycériées*, *Vittariées* et *Diplazinées*. Cette particularité remarquable permet aussi de faire quelques groupements naturels.

f. *Sclérenchyme endodermique ou sus-endodermique.* — Les assises profondes du parenchyme cortical, séparées ordinai-

rement de l'anneau mécanique périphérique par un parenchyme à larges cellules et à parois restées minces et méatiques, sont également sclérifiées dans la plupart des genres. L'endoderme peut seul rester mince ou s'épaissir comme le reste, sans toutefois obéir à une règle propre à des groupes naturels. Tout en se sclérifiant, ces cellules profondes du parenchyme cortical peuvent prendre une couleur foncée, presque noire (nombreuses *Polypodiacées*) ou rester jaune clair. Enfin, ces cellules peuvent conserver leurs parois minces (*Ptéridiées*, *Blechnum*, *Diplazium*, *Athyrium*, *Cystopteris*, etc.). Ces états différents ont une faible valeur en classification, quoiqu'ils soient propres à certains genres.

g. *Fibres libériennes.* — Il est rare que le liber des faisceaux du pétiole renferme des fibres mécaniques. On en rencontre cependant chez les *Loxsoma*, *Aneimia*, *Hemitelia*. Ces fibres sont très étroites en section transversale. Leur existence ne constitue qu'un caractère spécifique rarement générique.

h. *Disposition des faisceauxlibéro ligneux dans leur ensemble et configuration des faisceaux ligneux.* — Lorsque le faisceau libéroligneux est unique dans le pétiole, il figure un arc ouvert plus ou moins en haut et symétrique par rapport à un plan. Quand, au contraire, il y a plusieurs faisceaux, leur disposition, également symétrique, affecte des formes variables, *propres à chaque genre*. Étant donnée l'importance taxinomique de ce caractère, il convient de l'examiner en détail, non au point de vue essentiellement scientifique, mais au point de vue pratique (1).

Je ne considérerai, dans ce qui va suivre, que la forme d'un faisceau ligneux vu en coupe transversale.

I. Hyménophyllacées.

1. *Hymenophyllum.* — Le bois de certaines espèces (*H. undulatum*, *peltatum*) n'est représenté que par un amas, plus ou moins circulaire, de sept à huit vaisseaux. Chez

(1) Cette question, très intéressante, fera l'objet d'un mémoire spécial, scientifique, basé sur le développement progressif de l'appareil.

d'autres espèces (*H. Tumbridgense, ciliatum*, *hirsutum*), il affecte nettement la forme d'un croissant dont les pointes ont une tendance à s'incurver vers le plan de symétrie.

2. *Trichomanes*. — Les vaisseaux ligneux sont groupés en une masse arrondie, enveloppée inférieurement et latéralement par un croissant de liber, à la base du pétiole de *T. rigidum*, tandis qu'au sommet ces vaisseaux sont disposés en croissant comme chez quelques *Hymenophyllum*. *T. alatum*, *rigidum* et *sinuosum* ont le bois en croissant, les deux pointes rentrées en dedans.

T. membranaceum présente trois faisceaux libéroligneux dans le pétiole, le médian étant deux fois plus gros que les latéraux. Dans chacun de ces faisceaux, le bois, composé seulement de 2-3 vaisseaux, forme une bande très courte parallèle à la face supérieure du pétiole.

3. *Didymoglossum*. — Je n'ai pu étudier ce genre que sur une seule espèce, *D. Krausii*, et, malgré cela je n'ai pas hésité à le rattacher aux *Hyménophyllacées*, car comme eux il a le mésophylle formé par une seule assise de cellules. Le bois du pétiole, placé au centre d'un seul petit faisceau, rappelle parfaitement, par l'orientation et le nombre restreint de ses vaisseaux, le bois du faisceau central de *T. membranaceum*.

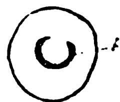


Fig. 1.

En résumé, le bois des HYMÉNOPHYLLACÉES répond surtout au type représenté par un croissant à pointes légèrement rentrées en dedans (fig. 1).

II. **Loxsomacées**. — Plusieurs auteurs, on l'a vu, placent les *Loxsoma* dans la famille des HYMÉNOPHYLLACÉES. M. Van Tieghem dit qu'il fait transition vers les Cyathéacées, à cause de son mésophylle composé de plusieurs assises de cellules et aussi de ses stomates. M. Bommer accorde au contraire la même dignité aux LOXSOMACÉES qu'aux HYMÉNOPHYLLACÉES. Je partage l'opinion de ce dernier savant. En effet, les *Loxsoma*, quoique très rapprochés des HYMÉNOPHYLLACÉES, ont acquis un degré de perfection, ou mieux d'évolution, qui les rapproche plus des grands genres que des

Hyménophyllacées. Le mésophylle comprend trois, quatre assises de cellules sans palissades, et le faisceau ligneux du pétiole (fig. 2) rappelle, par sa conformation, celui de certaines *Ptéridées*. Le liber renferme en outre, à la périphérie, de petits amas de fibres mécaniques.

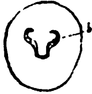


Fig. 2.

III. **Schizéacées**. — Le bois des *Aneimia* et des *Mohria* est identique, par sa disposition, à celui des *Loxsoma*. De même que ceux-ci, certaines *Aneimia* possèdent aussi des fibres libériennes.

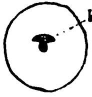


Fig. 3.

Le bois des *Schizea* (fig. 3) forme un massif qui ressemble assez à un Champignon supérieur. Ce bois peut être formé par la coalescence de deux faisceaux arqués en dehors, qui réapparaissent distincts au sommet du pétiole.

Je n'ai pu examiner qu'un seul *Lygodium* (*L. venustum*). Le bois du pétiole forme un massif nettement circulaire et puissamment développé, les gros vaisseaux occupant le centre. Par ce caractère, le parenchyme cortical entièrement sclérifié et la petitesse des stomates, cette espèce donne au genre auquel elle appartient une autonomie absolument nette. La morphologie confirme ma manière de voir, puisque M. Bommer avait, à l'aide de ce genre et de celui des *Hydroglossum* Poir., créé l'ordre des *Lygodiacées*. J'indiquerai plus loin les raisons pour lesquelles je fais rentrer cet ordre, en le ramenant au rang de tribu, dans la famille des Schizéacées, sous la dénomination de *Lygodynées*.

IV. **Gléichéniacées**. — Le bois des *Platyzoma* (*P. microphyllum*) affecte la forme d'un U largement ouvert, à extrémités recourbées en dedans (fig. 4) et très épaissi dans sa région médiane.

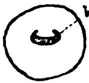


Fig. 4.

Celui des *Gleichenia* rappelle celui des *Loxsoma*; il n'est pas épaissi au milieu comme dans les *Platyzoma*; ses pointes, longuement repliées en dedans, se terminent par un amas de vaisseaux disposés en massue.

Le bois des *Mertensia* (*M. glaucescens*) répond au même

type que celui des *Gleichenia*, avec cette différence que les extrémités, au lieu de se terminer en massue, sont deux fois repliées (fig. 5); le bois de *M. furcata* est plus réduit, et simplement en U.



Fig. 5.

V. **Osmundacées.** — Le crochet de l'arc vasculaire des *Gleichenia* se retrouve chez les *Osmunda*, mais avec une accentuation caractéristique, comme l'indique la figure 6.

Chez les *Todea*, ce crochet reprend les proportions de celui des *Gleichenia*. Il en est de même chez les *Leptoteris*.



Fig. 6.

VI. **Matoniacées.** — Par sa disposition générale, l'arc vasculaire des *Matonia* rappelle parfaitemen celui des *Osmunda*; mais il en diffère profondément dans ses détails et aussi par sa forme onduleuse (fig. 7). Chaque ondulation (*a*) se compose d'un arc de grvs vaisseaux à convexité interne, les plus gros vaisseaux occupant la portion médiane la plus convexe de chaque ondulation. Ces vaisseaux diminuent graduellement de calibre pour finir par de très petits vaisseaux qui, en s'unissant avec leurs voisins de même calibre de l'ondulation suivante, forment à leur tour un arc convexe en dehors. La partie concave, c'ost-à-dire interne, de ces arcs de petits vaisseaux, renferme ordinairement plusieurs petits canaux oléo-résinifères.

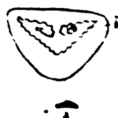


Fig. 7.

Cette curieuse structure, unique dans les Fougères, autorise pleinement le maintien de la famille des *Matoniacées*, créée par le Dr Adolf Engler cité plus haut.

VII. **Cyathéacées.** — Il m'a été impossible de me procurer des pétioles de *Dicksonia* et de *Cibotium*. Le faisceau ligneux que je mentionne ici est celui d'une nervure secondaire très grosse et nue, c'est-à-dire dépourvue de limbe.



Fig. 8.

Dans ces deux genres, le bois affecte la forme représentée dans la figure 8. La portion terminale des

branches est moins renflée chez les *Dicksonia* que chez les *Cibotium*. Si l'on examine attentivement la structure de ce bois, urtout celui des *Cibotium*, on distingue assez nettement la tendance aux oscillations constatées chez les *Matonia*.

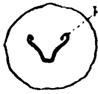


Fig. 9.

Le bois des *Dennstaedtia* (*D. producta*, *D. cornuta*) examiné aussi dans une nervure secondaire et la nervure médiane, se rapproche beaucoup de celui des deux genres précédents (fig. 9), mais les branches sont plus largement ouvertes et les crochets plus rapprochés de celles-ci.

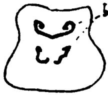


Fig. 10.

La disposition du bois se complique singulièrement chez les *Cyathea*. On remarque ordinairement (nervure médiane) trois faisceaux (fig. 10) : 1° un supérieur en forme de V très ouvert, à branches recourbées longuement en dedans et terminées chacune par un crochet caractéristique; 2° deux faisceaux inférieurs inclinés chacun suivant les branches du faisceau supérieur et recourbés en dedans à leurs extrémités. Cette structure pourrait, à la rigueur, se rattacher à celle des *Dennstaedtia*, si l'on imaginait les transformations suivantes : les deux branches du faisceau ligneux des *Dennstaedtia* se sont divisées à leur partie médiane suivant *aa'*, puis la partie inférieure suivant *bb'* (fig. 11). Les deux tronçons supérieurs se sont soudés ensuite. Cette considération purement hypothétique se trouve en partie justifiée par la disposition des mêmes faisceaux ligneux dans la nervure secondaire de *C. canaliculata* (fig. 12). Ici la dissociation est inverse. Il existe deux faisceaux supérieurs et un seul inférieur ; mais si on les rapproche, on arrive à reconstituer parfaitement l'unique faisceau des *Dennstaedtia*.

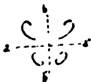


Fig. 11.



Fig. 12.

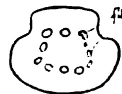
La dissociation est poussée plus loin encore chez quelques *Alsophila*. Néanmoins, il n'est pas difficile de retrouver la structure des *Cyathea* (fig. 13). Nous voyons, en effet, les

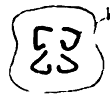
deux faisceaux inférieurs intacts; le faisceau supérieur seul a perdu les portions recourbées de ses branches, lesquelles sont devenues de petits faisceaux dont l'orientation est la même que celle qu'ils occuperaient s'ils étaient soudés au grand faisceau inférieur.


Fig. 13.

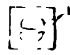
Je n'essaierai pas ici, je l'ai dit, d'expliquer cette curieuse conformation des méristèles de ces pétioles : elle trouvera place dans un mémoire spécial.

Il ne m'est guère possible d'établir les relations affines qui existent entre les *Hemitelia* et les autres *Alsophilées*, en me basant uniquement sur la disposition des faisceaux ligneux. Nous voyons dans le pétiole de l'un des deux *Hemitelia* que j'ai étudiés (*H. obtusa*) onze faisceaux libéro ligneux parfaitement distincts, disposés en cercle irrégulier, et dans chacun desquels le bois affecte souvent une forme arquée (fig. 14). A cette structure correspond un état particulier du parenchyme cortical, dans lequel le sclérenchyme est isolé de l'épiderme par 1-2 assises de cellules plus larges et à parois beaucoup moins épaisses que celles du sclérenchyme. On rencontre aussi quelques petits îlots de fibres libériennes.


Fig. 14.


Fig. 15.

Le bois de la nervure secondaire de *H. guyannensis* Hook. (fig. 15), composé de quatre faisceaux plus ou moins coudés et crochus, indique cependant un rapprochement avec les *Cyathea* chez lesquels le grand faisceau supérieur (fig. 16) se serait divisé en deux moitiés suivant le plan de symétrie.


Fig. 16.

Voilà donc un genre nettement distinct des autres dans la famille des Cyathéacées.

VIII. Polypodiacées. — La disposition des faisceaux ligneux des *Hemitelia* nous amène logiquement à celle des *Platycériées*. Le genre *Platycerium*, seul représentant de la section, possède dans le pétiole de nombreux faisceaux

libéro ligneux disposés sur deux arcs (fig. 17) appuyés l'un sur l'autre par leurs extrémités, l'arc inférieur étant beaucoup plus étendu que le supérieur. Au centre de cet anneau vasculaire existent 2-3 faisceaux placés sur un même plan horizontal. Ces faisceaux internes n'existent plus dans la portion du pétiole contiguë au limbe.



Fig. 17.

La section des PARKÉRIÉES ne comprend également que le genre *Ceratopteris*. Le pétiole de ses représentants renferme aussi de nombreux faisceaux libéro-ligneux disposés en couronne, et des faisceaux internes en nombre plus considérable que celui des *Platycerium*; ces faisceaux internes forment deux séries plus ou moins obliques (fig. 18).

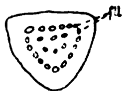


Fig. 18.

La complication fasciculaire s'accentue encore dans le genre *Chrysodium*. Les faisceaux libéroligneux nombreux forment trois systèmes différents. Le premier, le plus important, inférieur par rapport aux deux autres, affecte la forme d'un anneau sur l'un des points duquel on exercerait une poussée pour rapprocher l'une de l'autre les parties de la paroi interne diamétralement opposées. Ce système rappelle assez exactement (fig. 19) la figure que formeraient deux croissants dirigés dans le même sens, l'un enveloppant et reliés par leurs extrémités. Le second système, le plus près de la gouttière pétiolaire, a ses faisceaux vasculaires disposés en croissant ouvert en haut. Enfin le troisième, le moins important, occupe l'espace intermédiaire; il se compose de deux faisceaux. La figure 20 représente assez bien les trois systèmes. Les lignes ponctuées indiquent la position des petits vaisseaux dans chaque groupe; les autres lignes pleines, celle des gros vaisseaux. Le gros faisceau médian de l'arc supérieur comprend donc deux massifs latéraux de vaisseaux à large calibre, séparés par une plage de petits vaisseaux.

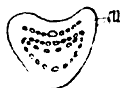


Fig. 19.


Fig. 20.

Les deux faisceaux ligneux du système médian ont aussi, dans la figure 21, leurs petits vaisseaux tournés vers le centre du pétiole. Enfin, dans le groupe inférieur, tous les faisceaux ont leurs gros vaisseaux tournés vers l'extérieur.

Il serait fort intéressant de pouvoir suivre ce développement fasciculaire sur des échantillons frais de *Chrysodium aureum* par exemple. Peut-être arriverait-on à démontrer qu'entre cette disposition des faisceaux et le faisceau libéroligneux de la figure 21, il existe d'étroites affinités. Ce faisceau, qui rappelle à peu de chose près celui des *Lonchitis* et des *Davallia*, indiquerait un stade de développement du système fasciculaire des *Chrysodium*, chez lesquels la dissociation est exprimée au plus haut degré.



Fig. 21.

Certains pétioles de *Polybotrya* ont leurs faisceaux disposés comme chez les *Chrysodium* (*P. cylindrica*), tandis que d'autres (*P. pultata*) n'ont que deux faisceaux dont le bois affecte la forme d'un coin penché vers l'extérieur (fig. 22). Nous voyons ici une nouvelle disposition qui reviendra fréquemment dans la longue série des genres de la famille des POLYPODIACÉES.



Fig. 22.

Le nombre des faisceaux libéro ligneux du pétiole des *Acrostichum* oscille entre des limites assez éloignées. Certains pétioles n'ont que cinq faisceaux (fig. 23) *A. salicifolium*), tandis que d'autres en ont dix (*A. longifolium*). Leur ensemble forme un arc ouvert en haut, et les extrémités de cet arc sont occupées par un gros faisceau constant, dont les vaisseaux ligneux forment un ensemble qui rappelle celui de quelques *Polybotrya*.



Fig. 23.

Chez les *Rhipidopteris* qui terminent la section des *Acrostichées*, nous ne voyons plus, à la base du pétiole, que les deux gros faisceaux dont je viens de parler, qu'il s'agisse de la fronde sporangifère ou de la fronde stérile. A la partie supérieure du pétiole, ces deux faisceaux se fusionnent en un seul.

Le bois pétiolaire des *Vittaria* est disposé en bande légèrement concave extérieurement dans deux faisceaux principaux distincts, lesquels sont ordinairement accompagnés de deux petits faisceaux latéro-supérieurs (fig. 24) à la base et au sommet du pétiole.



Fig. 24.

Chez les *Antrophium* (*A. subsessile*), il y a coalescence de deux faisceaux libéroligneux principaux, mais les deux faisceaux ligneux restent ordinairement distincts (fig. 25). Chez *A. lanceolatum*, la dissociation des gros faisceaux libéro ligneux réapparaît comme chez les *Vittaria*. Il existe, en outre, deux paires de faisceaux latéro-supérieurs ; le nombre de ces derniers est instable.



Fig. 25.

Dans le genre *Hemionotis*, la méristèle a son faisceau ligneux en forme de V dont les branches se terminent par un petit crochet tourné vers l'intérieur. La pointe du V porte une échancrure (*H. sagittata*) où vient se loger un petit faisceau (fig. 26), ou bien elle est intacte et le faisceau inférieur est un peu plus bas.

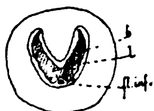


Fig. 26.

Le faisceau libéroligneux se dissocie souvent dans la région supérieure du pétiole et figure un arc composé de trois faisceaux.

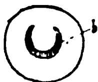


Fig. 27.

Chez les *Gymnogramme* ou *Grammitis*, les deux faisceaux ligneux sont distincts ou coalescents (*G. leptophylla*) (fig. 27) suivant que le pétiole est vigoureux ou grêle, qu'il s'agit d'une plante vivace ou annuelle. Dans le premier cas, chaque faisceau ligneux est muni à sa partie inférieure d'un petit crochet tourné vers le plan de symétrie (*Gymn. calomelanos*) (fig. 28). La configuration du faisceau ligneux, dans ce dernier cas, est un acheminement vers celle, si caractéristique, que nous allons rencontrer et que M. Colomb a si justement appelée la forme *hippocampe*.



Fig. 28.

Le pétiole des espèces du genre *Cheilanthes* ne renferme qu'une méristèle dans laquelle le bois est diversement conformé. Chez *C. davallioides* (fig. 29), il forme une bande étroite composée de groupes de gros vaisseaux séparés par d'autres très petits (cas signalés plus haut). Cette bande est disposée en arc; inférieurement ses deux branches s'infléchissent en dedans, formant ainsi une corne très saillante, puis divergent de plus en plus pour se terminer par deux crochets tournés vers l'intérieur. Chez *C. viscosa* (fig. 30), nous retombons exactement dans l'une des formes des *Hemionotis*. Le petit faisceau inférieur n'est pas toujours facile à distinguer.



Fig. 29.



Fig. 30.

Enfin, chez *C. Martensii* et *C. odora* Sw. (ce dernier provenant de l'Aveyron, de Collioure et de la Corse), le bois, considéré à la base du pétiole, forme deux faisceaux distincts dans la même méristèle (fig. 31) sans faisceau inférieur.

J'indiquerai plus loin les raisons pour lesquelles je rapproche le genre *Cheilantes* des Gymnogrammées.

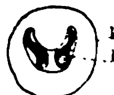


Fig. 31.

Chez les *Nothoclœna* (*N. Marantae* R. Brown et *N. vellea* Desv.), le bois ne comprend qu'un seul faisceau dont la forme rappelle celle de *Cheilanthes davallioides* (fig. 32). Les deux branches varient, chez ces espèces, en écartement et en puissance, dans leur région moyenne.



Fig. 32.

Le bois des *Cryptogramme* et des *Allosurus* est identique au précédent par sa conformation générale, mais les deux cornes qui terminent les branches sont peu évidentes chez les *Allosurus* et nulles chez les *Cryptogamme*. L'écartement des branches est également variable. Somme toute, le type est le même dans les trois genres.

La forme de ce faisceau ligneux se retrouve encore dans le genre *Pteris*, mais il peut y avoir dissociation de ce fais-

ceau chez certaines variétés de *P. cretica* (var. *major* par ex.). Dans ce cas, la section du bois de chaque faisceau a une forme ondulée, avec un prolongement terminé en massue et replié vers le plan de symétrie; un prolongement inférieur, grêle et effilé, se replie dans le même sens que le supérieur. Le corps du faisceau présente un renflement médian (forme hippocampe). La formation de ce curieux faisceau ligneux (fig. 33) s'explique facilement. Supposons un faisceau ligneux unique (fig. 34) ainsi qu'il existe parfois à la base du pétiole de quelques variétés de *P. cretica,* et toujours au sommet de l'organe ; ce faisceau se divise, suivant son plan de symétrie, en deux moitiés identiques; le tronçon de l'arc inférieur se relève plus ou moins, le liber enveloppe respectivement les deux bois et les deux faisceaux libéro ligneux sont constitués. La synthèse de ces faisceaux s'opère suivant un ordre inverse pour former le faisceau représenté par la figure 34.

Fig. 33.





Fig. 34.

Il existe également deux faisceaux chez les *Adiantum*, dans lesquels le bois présente une section plus ou moins onduleuse, rappelant le corps de l'*hippocampe*, moins les deux cornes terminales. Le sommet du pétiole ne renferme plus qu'un faisceau en forme de V, à branches arquées en dehors. Les deux faisceaux peuvent se souder chez quelques individus peu vigoureux. C'est sans doute l'examen d'un de ces derniers qui a fait dire à M. Colomb que « les bois eux-mêmes sont coalescents ».

Rien de nouveau à signaler pour le bois des *Lindsaya*, dont la conformation est identiquement celle des *Nothoclœna*.

Les *Davallia* ont, au contraire, le bois disposé en un arc mince et onduleux comme celui de *Cheilanthes davallioides*, mais avec cette différence que les parties terminales des branches sont divergentes au lieu d'être convergentes et plus ou moins terminées en massue (fig. 35).

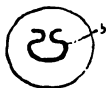


Fig. 35.

Les *Lonchitis* se rattachent directement aux *Davallia* par la conformation de leur bois qui forme une bande étroite et sinueuse, mais avec solutions de continuité à la base de chaque branche (fig. 36) et un petit crochet à leur extrémité terminale.



Fig. 36.

L'ensemble des faisceaux libéroligneux, enveloppés de sclérenchyme brun, est caractéristique chez les *Pteridium* (*P. aquilina*). Il rappelle l'aigle impérial d'Autriche. De sorte qu'un pétiole adulte renferme de nombreux faisceaux orientés dans tous les sens, et peu faits pour indiquer sûrement la place du genre au milieu des autres. Mais en suivant attentivement la marche de ces faisceaux ainsi que l'orientation des vaisseaux de calibres différents, on retrouve assez nettement un système analogue à celui des *Chrysodium* (fig. 37).

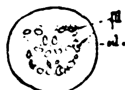


Fig. 37.

Cette similitude ne veut pas dire qu'il faille placer les *Pteridium* à la suite des *Chrysodium*; elle indique simplement une variation parallèle de deux groupes dont l'évolution est amorcée dans le même sens. Si, d'autre part, on pratique des coupes transversales dans des régions moins confuses, dans des nervures secondaires, par exemple, on rencontre un ensemble de faisceaux libéro ligneux qui rappellent à peu près, par leur disposition, la conformation des *Lonchitis* (fig. 38); il y aurait donc, de ce fait, confirmation du rapprochement morphologique de ces derniers des *Pteridium*.



Fig. 38.

Certains faisceaux ligneux, les plus gros, ont la forme *hippocampe*, caractéristique des Polypodiacées.

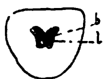
L'ondulation du bois est encore plus accentuée chez les *Diplazium* que chez les *Lonchitis*, mais sa configuration est exactement la même, moins les solutions de continuité et des crochets supérieurs beaucoup plus allongés (fig. 39).



Fig. 39.

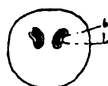
Le faisceau ligneux des *Diplazium* rappelle aussi, dans

ses grands traits, celui de certains *Cheilanthes* et des *Davallia*.


Fig. 40.

Le bois des *Asplenum* peut ne former qu'un seul faisceau (fig. 40) (*A. septentrionale*, *germanicum trichomanes*), ou indistinctement un ou deux faisceaux enveloppés d'un seul anneau libérien (*A. viride, marinum*, etc.), ou encore deux faisceaux distincts avec liber et endoderme propres (*A. fontanum, adiantum-nigrum*, *lanceolatum*) (fig. 41). Un examen anatomique attentif permet de reconnaître que le faisceau ligneux unique du premier cas est bien constitué par deux faisceaux accolés dos à dos, dont la limite de contact est assez bien déterminée par les sinus, plus ou moins profonds, supérieur et inférieur. Comme on le voit, le caractère concis exprimé au sujet des *Asplenum : bois réuni en une seule masse à deux lobes distincts*, est loin d'être exact.


Fig. 41.


Fig. 42.

M. Colomb dit que les *Scolopendrium* possèdent deux faisceaux distincts. Cette constatation est exacte pour *S. officinale* (fig. 42), mais ne l'est pas pour *S. sagittatum* DC, où il n'y a qu'un seul faisceau libéroligneux, même à la base du pétiole (fig. 43). La section de chaque faisceau ligneux constitue un arc à convexité tournée vers le plan de symétrie. Cet arc est muni, à son extrémité inférieure, d'un petit crochet tourné aussi vers le même plan; de sorte que si les deux faisceaux ligneux se rapprochaient de manière à mettre en contact leur crochet respectif, on obtiendrait un seul faisceau de conformation identique à celle des *Davallia*. Il y a aussi rapprochement évident avec les *Asplenum*.

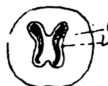

Fig. 43.


Fig. 44.

Cette forme se retrouve chez les *Ceterach* (fig. 44). La place de ce genre doit donc être à côté des *Scolopendrium* pour constituer, avec les *Asplenum*, la section appelée par moi *Aspléninées*. La morphologie con-

firme cette manière de voir, puisque Smith avait appelé *Asplenium celerach* le *C. officinarum* (1).

Il existe deux faisceaux dans le pétiole des *Woodwardia*, dans chacun desquels le bois a la forme de l'*hippocampe* (fig. 45).


Fig. 45.

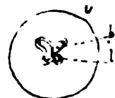
Il en est de même chez les *Blechnum* qui ont, en outre, un petit faisceau inférieur (fig. 46). Je ne sais si ce faisceau est constant ; mais comme je l'ai rencontré dans tous mes échantillons d'étude, je le mentionne. La région moyenne, du bois des gros faisceaux est très développée et ne comprend que de larges vaisseaux.


Fig. 46.

Les *Athyrium* (*A. filix-fæmina*, *alpestris*) *Cystopteris* (*C. montana*, *alpina*, *fragilis*), *Woodsia*, *Polypodium phegopteris*, *P. dryopteris*, *P. calcareum*, *Onoclea*, ont tous deux faisceaux ligneux en *hippocampe*. Chez quelques *Woodsia*, le pétiole ne renferme, à sa base, qu'un seul faisceau ligneux (fig. 47) d'une configuration déjà connue.


Fig. 47.

Un échantillon de *Phegopteris divergens*, provenant du Muséum, m'a fourni un ensemble de faisceaux libéro ligneux disposés en croissant ouvert en haut. Il n'est pas possible, étant donné ce caractère si différent, de rattacher cette Fougère au *P. phegopteris*. Je ne puis encore me prononcer sur le rang taxinomique de cette plante à cause d'un manque de matériaux suffisants.

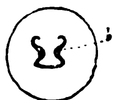

Fig. 48.

Enfin, un autre échantillon également du Muséum, étiqueté *Polypodium suspensum*, a le faisceau ligneux pétiolaire absolument identique à celui de plusieurs *Asplenum* (fig. 48). De longs poils simples 1-cell. existent assez abondamment sur les bords du limbe ainsi que sur le pétiole. Il m'a été impossible, toujours à cause de matériaux suffisamment com-

(1) Colomb, *Essai d'une classification des Fougères basée sur leur étude anatomique et morphologique* (In Bull. Soc. bot. France, janv. 1888).

plets, de vérifier l'exactitude du nom de cette Fougère, mais je suis porté à croire qu'il s'agit d'un *Asplenum*.

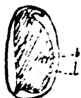
Les *Polystichum oreopteris* DC et *Thelypteris* Roth ont leur bois très différent de celui des autres *Polystichum*.


Fig. 49.

P. thelypteris peut avoir exactement les deux faisceaux ligneux en *hippocampe* de ces genres ; mais il peut se faire aussi que ces faisceaux se soient soudés par leur base pour n'en constituer qu'un seul (fig. 49). Les échantillons de *P. oreopteris* ne m'ont jamais donné que ce faisceau unique.

Newmann a fait de ces deux *Polystichum* le genre *Hemestheum*. Les autres *Polystichum* (*P. spinulosum* DC., *Boottii* de Ray-Pailhade, *æmulum* Dutz., *rigidum* DC., *remotum* Koch, *cristatum* Roth, *Filix-mas* Roth, etc.), possèdent aussi deux gros faisceaux libéroligneux, avec 3-5 petits faisceaux inférieurs (fig. 50). Tous ces faisceaux sont disposés sur un seul arc ouvert en haut. Le bois des deux gros faisceaux, vu en section transversale, n'est plus en *hippocampe* ; il constitue un important massif, plus ou moins ovalaire, allant s'amincissant vers le haut, pour se terminer en un long appendice recourbé vers le plan de symétrie. Ce faisceau rappelle la forme d'une *cornue*. Certains *Polystichum* (*P. remotum*) possèdent, en outre, un très court appendice inférieur (fig. 51) qui n'est autre que l'homologue du supérieur, constituant le *col* de la cornue. Si ce petit appendice était développé, nous aurions exactement le faisceau en *hippocampe*.


Fig. 50.

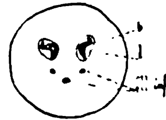

Fig. 51.

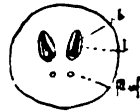
Les deux appendices, notamment le supérieur, ne renferment que des vaisseaux de très petit calibre.

Le bois des *Aspidium* (*A. aculeatum*, *Lonchytis*, etc.) présente une conformation identique à celle des *Polystichum*. Le nombre des petits faisceaux inférieurs varie entre 1 et 3.

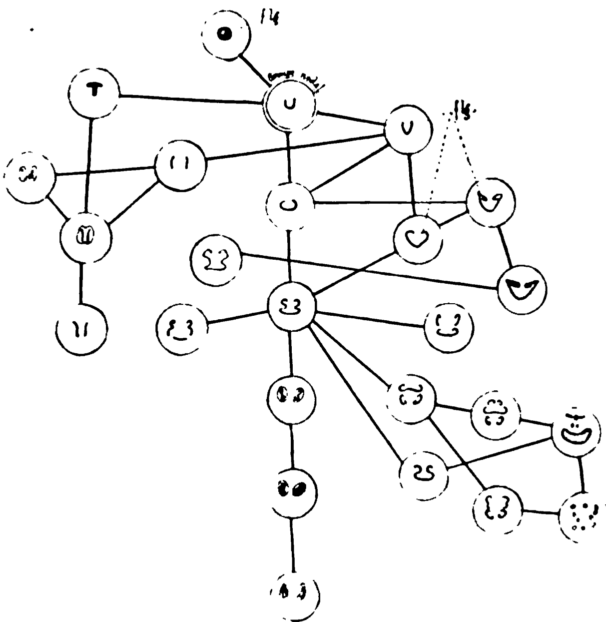
Je place ici le genre *Nephrolepis*, quoique le bois n'ait

plus la forme de *cornue*, à cause : 1° de la disposition du nombre et des dimensions de ses faisceaux libéroligneux (fig. 52) ; 2° de l'existence de cellules sécrétrices dans le parenchyme cortical, cellules qui existent chez quelques *Polystichum*. Quant à la conformation du bois des gros faisceaux (fig. 52, *b*), on peut la rapprocher, assez vaguement il est vrai, de la forme *hippocampe* dont le corps se serait fortement ployé en dehors, de manière à former une masse très saillante vers le plan de symétrie ; les deux crochets terminaux sont rudimentaires.


Fig. 52.


Fig. 53.

J'arrive enfin aux vrais *Polypodium* (*P. vulgare*, *plantagineum*) qui s'éloignent des autres Polypodes pour se rapprocher des *Aspidium* à petits faisceaux inférieurs.


Fig. 54.

P. vulgare et *P. plantagineum* possèdent, dans leur pétiole, deux faisceaux libéroligneux principaux et 1-2 petits fais-

ceaux inférieurs (fig. 53). Le bois des faisceaux principaux, vu en section transversale, a une forme triangulaire plus ou moins allongée vers la face supérieure du pétiole : en un mot, c'est une forme en *cornue* moins le col.

On pourrait résumer, de la façon suivante, dans une figure (fig. 54), les diverses conformations du bois, ainsi que la disposition relative des faisceaux libéroligneux, tout en indiquant les affinités probables des principaux types.

CHAPITRE III

HISTOIRE GÉNÉALOGIQUE DES GENRES BASÉE SUR L'ANATOMIE DE LA FEUILLE ET LA MORPHOLOGIE EXTERNE.

Je ne sais si les monographes ont fait ressortir les variations parallèles qui existent chez les Fougères ; je n'ai trouvé, nulle part, trace de cette remarquable observation biologique. Au point de vue anatomique, les variations parallèles sont nombreuses. Ainsi nous retrouvons chez les SCHIZÉACÉES la structure fasciculaire du pétiole des HYMÉNOPHYLLACÉES, de même que leurs poils étoilés. Des fibres libériennes existent chez les genres voisins *Loxsoma* et *Aneimia*, appartenant à deux familles voisines. Les canaux ou cellules oléorésinifères sont communs aux familles voisines OSMUNDACÉES, MATONIACÉES et CYATHÉACÉES ; on les retrouve dans les genres *Polystichum* et *Nephrolepis* qui ont entre eux plusieurs affinités anatomiques.

La couche, plus ou moins épaisse, de parenchyme mince propre aux *Hemitelia*, *Platycerium* et *Ceratopteris*, qui sépare la couronne de sclérenchyme de l'épiderme du pétiole, se retrouve dans la section des *Vittariées* et dans la soussection des *Diplazinées*.

Quant aux variations parallèles qui se produisent dans la conformation du bois des pétioles, elles sont plus nom-

breuses et plus saillantes encore (1). L'hétérogénie engendrée par ces variations et les structures pétiolaires différentes est plus apparente que réelle. Tous les genres s'enchaînent merveilleusement, depuis les *Hymenophyllum* au genre extrême des POLYPODIACÉES. Nous voyons, en effet, l'anneau horizontal des sporanges, caractéristique des premiers, devenir insensiblement oblique chez les LOXSOMACÉES, CYATHÉACÉES, pour prendre la direction verticale chez les POLYPODIACÉES, en subissant, avant d'arriver à cette position, des déplacements parallèlement à l'équateur du sporange. Ainsi, tout en restant horizontal, cet anneau se rapproche du sommet du sporange qu'il couronne chez les SCHIZÉACÉES (anneau apicilaire), les GLÉICHÉNIACÉES. L'anneau est en outre complet chez les HYMÉNOPHYLLACÉES, SCHIZEACÉES, GLÉICHÉNIACÉES; il devient rudimentaire chez les OSMUNDACÉES; se reconstitue peu à peu et se trouve presque complet chez les MATONIACÉES, pour l'être tout à fait chez les CYATHÉACÉES; autant de familles qui s'enchaînent naturellement. Il y a là encore de curieuses et amples variations parallèles. Cet anneau redevient très incomplet, voire même rudimentaire chez les *Ceratopteris* qui inaugurent en quelque sorte la grande famille des POLYPODIACÉES où l'anneau est constamment incomplet.

L'état de l'anneau et sa direction constituent des caractères morphologiques de premier ordre, confirmés par l'anatomie.

Un autre caractère, aussi très important, mais d'une allure plus capricieuse, est celui qui est tiré de l'existence ou de l'absence de l'indusium, et aussi de la présence d'un faux indusium. Là encore il y a des variations parallèles manifestes. L'exemple suivant, fourni par la famille des POLYPODIACÉES, le démontre clairement.

(1) Je prie le lecteur de vouloir bien se reporter au tableau synoptique des caractères généraux, où il saisira d'un seul coup d'œil ces variations, p. 340.

INDUSIUM NUL OU FAUX.	INDUSIUM RUDIMENTAIRE OU FUGACE.	INDUSIUM VRAI.
Acrostichées.	Asplénées (incl. *Ceterach*).	Davalliées.
Platycériées.	*Athyrium alpestre* (*P. rhœticum*).	Lonchitidées.
Parkériées.	»	Asplénées.
Vittariées.	»	Blechninées.
Gymnogrammées.	»	»
Ptéridées.	»	»
Aspidiées (pro par.)	»	»

Les sections ou genres à indusium vrai, persistant ou fugace, se suivent naturellement et se trouvent intercalés dans les premiers.

Les autres caractères tirés de la forme de l'indusium, de la position des sores, de la forme et de la déhiscence des sporanges, de la terminaison marginale ou non des petites nervures de la feuille, de l'articulation du pétiole sur le rhizome, ne doivent évidemment pas être négligés, mais leur valeur taxinomique est très inférieure à celle des caractères signalés plus haut. Il existe assez fréquemment entre eux et certains caractères anatomiques une concordance manifeste dans certains groupes naturels de faible étendue.

Il est fort probable que les Fougères ont débuté sur la terre par la famille des HYMÉNOPHYLLACÉES. La structure rudimentaire ou l'absence de leur mésophylle, ainsi que celle, non moins primitive, de l'appareil vasculaire de leur pétiole le prouvent assez nettement. De plus, ces plantes existaient déjà dans les schistes houillers de Sarrebruck, en compagnie de quelques SCHIZÉACÉES, alors que toutes les autres Fougères n'ont été trouvées, jusqu'à présent, que dans des assises bien supérieures.

Le genre *Hymenophyllum*, qui a inauguré cette famille, est caractérisé par ses sores marginaux, situés à l'extrémité d'une nervure, par son indusium 2-lobé, ses sporanges sessiles, un limbe composé d'une seule assise de cellules, sans stomates, des poils pédicellés et étoilés, le parenchyme cor-

tical du pétiole complètement sclérifié et brun marron, enveloppé d'un épiderme clair, à cellules ordinairement larges (sect. transvers.); enfin, par un faisceau ligneux composé seulement de quelques vaisseaux en massif ou plus nombreux et disposés en croissant plus ou moins net, ouvert en haut.

Le genre *Trichomanes* vient ensuite. Il est caractérisé par un indusium cupuliforme à bord entier, un limbe composé d'une seule assise de cellules, sans stomates, des poils pédicellés et étoilés, le parenchyme cortical du pétiole, sclérifié ou non dans ses 2-3 assises périphériques seulement, enveloppé d'un épiderme clair, à cellules larges, parfois saillantes en forme de papilles (c. transvers.), enfin par un ou plusieurs faisceaux ligneux pétiolaires (base du pétiole), en un massif plus ou moins circulaire ou en V.

Le genre *Didymoglossum*, que l'on doit plutôt rattacher aux *Hymenophyllum* qu'au *Trichomanes*, est dépourvu de poils étoilés, mais il possède des poils simples et 1-cellul. Son mésophylle n'a aussi qu'une assise de cellules sans stomates, et le faisceau ligneux pétiolaire est très réduit, 3-4 vaisseaux formant une bande perpendiculaire au plan de symétrie.

M. Van Tieghem rattache, à titre de genre, les *Loxsoma* aux *Hymenophyllum*, en ajoutant qu'il fait transition, par son mésophylle à assises multiples, vers les CYATHÉACÉES. D'un autre côté et avant lui, M. Bommer (1) élève ce genre à la dignité d'ordre, au même titre que les HYMÉNOPHYLLACÉES. Je partage l'opinion de M. Bommer et je considère les *Loxsoma* comme aptes à former la famille des LOXSOMACÉES. Dans ma classification, la famille équivaut à l'ordre de M. Bommer.

Les *Loxsoma*, qui dérivent indubitablement des HYMÉNOPHYLLACÉES, sont supérieurs à ceux-ci en organisation. Leur faisceau ligneux pétiolaire est beaucoup plus compliqué et

(1) Bommer, *Monographie de la classe des Fougères*, 1867.

mieux différencié ; de plus, fait remarquable, leur mésophylle comprend 3-4 assises de cellules et l'épiderme inférieur possède des stomates. Le liber pétiolaire renferme des fibres mécaniques en abondance, enfin les sporanges sont pédicellés.

La famille des SCHIZÉACÉES se rattache directement à celle des HYMÉNOPHYLLACÉES par ses poils étoilés et plus particulièrement au genre *Trichomanes* par l'identité de structure du parenchyme cortical du pétiole. Les SCHIZÉACÉES sont contemporaines des HYMÉNOPHYLLACÉES, puisqu'on en a trouvé dans le terrain houiller.

La conformation du faisceau ligneux du pétiole m'a permis de diviser cette famille en deux sections : la première (*Schizéinées*) comprend les genres *Aneimia*, *Mohria* et *Schizea*; la seconde (*Lygodinées*), le genre *Lygodium*.

Le genre *Aneimia* est caractérisé par ses poils étoilés ou 1-sériés et simples, ses fibres libériennes inconstantes, ses segments sporangifères identiques à ceux des *Osmunda*.

Le genre *Mohria* se rattache au précédent par le faisceau ligneux du pétiole de même conformation, mais il en diffère par l'absence de fibres libériennes et de poils étoilés.

Le genre *Schizea*, qui termine la section, diffère des précédents par la conformation du bois dans le pétiole et par l'existence de massifs de sclérenchyme à la périphérie des vaisseaux. Les épidermes foliaires ont souvent leurs cellules très allongées, plus ou moins rectangulaires et les stomates tous dirigés en files rectilignes.

Le genre *Lygodium*, qui constitue la section des *Lygodinées*, est caractérisé par la forme circulaire du faisceau ligneux du pétiole, qui rappelle celui de certaines HYMÉNOPHYLLACÉES, par le parenchyme cortical, entièrement sclérifié dans mes échantillons, et les stomates de moitié plus petits. Je ne commets pas une exagération en créant la section des *Lygodinées*, puisque M. Bommer avait, lui-même, créé l'ordre des LYGODIACIÉES, entité équivalente à une famille de mon

tableau synoptique. Les *Lygodium* sont des Fougères grimpantes.

La famille des Gléichéniacées vient immédiatement après celle des Schizéacées, à laquelle elle se rattache par la conformation du faisceau ligneux pétiolaire, identique à celle des *Aneimia* et des *Mohria*. Elle est caractérisée par l'absence d'indusium et la réunion des sporanges par groupes de trois ou quatre.

Le genre *Platyzoma* possède un endoderme mince et brun; le sclérenchyme sous-épidermique du pétiole limité à trois assises et le faisceau ligneux à cornes terminées en pointe et non en massue.

Le genre *Gleichenia* a le sclérenchyme sous-épidermique beaucoup plus développé; le faisceau ligneux a ses cornes terminées en massue et l'assise ou les deux assises de cellules sus-jacentes à l'endoderme, fortement sclérifiées.

Le genre *Mertensia* a son faisceau ligneux également en U, mais ses branches sont dépourvues de crochets ou cornes; le mésophylle est parfois très réduit (1 assise) ou nul (*M. furcata*).

La place assignée par M. Van Tieghem aux Osmundacées après les Gléichéniacées est légitimée par mes recherches. On sait que leur faisceau ligneux pétiolaire, commun aux trois genres, est la reproduction presque parfaite de celui des représentants de la famille précédente.

Le faisceau ligneux des *Osmunda* a les branches longuement recourbées vers le plan de symétrie et chacune d'elles se termine par un crochet très accusé. Ce faisceau conserve la même épaisseur dans toute son étendue. Les poils épidermiques sont nuls et le liber, surtout le périmédullaire, renferme des canaux sécréteurs, que l'on trouve dans les assises internes du parenchyme cortical.

Le genre *Leptopteris* n'a pas le bois terminé par des crochets comme celui des *Osmunda*, ses extrémités coudées sont épaissies en massue.

On sait que ces deux genres ont leurs sporanges en épis,

tandis que les feuilles sporangifères sont semblables aux stériles chez les *Todea*. Le faisceau ligneux de ces derniers est semblable à celui des *Leptopteris*.

Les OSMUNDACÉES ont un anneau rudimentaire, obliquement transversal près du sommet.

J'ai indiqué les caractères importants pour lesquels je plaçais les MATONIACÉES à la suite des OSMUNDACÉES. Il me reste à citer les autres caractères les plus saillants de la feuille. Dans la concavité interne formée par chaque arc de petits vaisseaux, sont localisées quelques cellules oléo-résinifères, ainsi qu'un petit amas de fibres libériennes. Le faisceau libéroligneux est complètement enveloppé de sclérenchyme épais et l'épiderme inférieur de la feuille est couvert de papilles piliformes. Les sores sont dorsaux, recouverts d'un indusium pelté, ombiliqué et hémisphérique. L'anneau du sporange est suboblique et presque complet.

La plupart des CYATHÉACÉES sont arborescentes; leur grand développement explique la complexité de leur appareil vasculaire, sans cependant détruire les relations phylogéniques que ces plantes ont avec les MATONIACÉES et les OSMUNDACÉES. Toutes possèdent des canaux oléo-résinifères très apparents sur mes échantillons secs, à l'exception des *Dennstaedtia*, que Thomas Moore (1) place, avec raison, dans sa section des DICKSONIÉES. Mais ce savant a commis, il me semble, une erreur taxinomique en rangeant cette section dans la tribu des POLYGODINÉES et non dans celle des CYATHÉINÉES à laquelle les DICKSONIÉES appartiennent sans aucun doute.

Le genre *Dicksonia* inaugure la famille des CYATHÉACÉES, si bien subdivisée par le Dr Adolf Engler. Il ne m'a pas été possible d'obtenir des pétioles de ces plantes, pas plus que de celles appartenant aux autres genres, excepté pour quelques *Hemitelia*. Néanmoins, je puis affirmer que la polystélie du pétiole est de règle ordinaire chez les *Alsophila*, tandis que les

(1) T. Moore, *Index Filicum*. London, 1857.

DICKSONIÉES seraient monostéliques. Les coupes transversales des genres de la section DICKSONIÉES ont été faites dans des nervures secondaires, franchement monostéliques. Celles des genres de la section ALSOPHILÉES proviennent de la nervure médiane pour les genres *Cyathea* et *Alsophila* et du pétiole pour le genre *Hemitelia*. Chez ce dernier, les faisceaux libéroligneux sont disposés en couronne plus ou moins irrégulière. Si nous pratiquons une coupe transversale dans une nervure secondaire de ces plantes, nous retrouvons encore quatre de ces faisceaux, formés par le fusionnement des faisceaux distincts du pétiole et de la nervure médiane. Donc les faisceaux restent distincts, jusque dans la nervure secondaire, chez les *Hemitelia*. Selon toute probabilité, puisqu'il s'agit de genres d'une même famille, si la dissociation fasciculaire existait dans les nervures secondaires et médianes des *Dicksonia*, *Cibotium* et *Dennstaedtia*, elle se retrouverait évidemment dans le pétiole, organe plus important. Je puis donc supposer, par cette induction logique, le pétiole de ces trois derniers genres comme étant monostélique. Je remarque chez les *Cyathea* que la dissociation fasciculaire de la nervure médiane se maintient dans la nervure secondaire. Enfin, si mon induction est inexacte et que le pétiole des DICKSONIÉES renferme plusieurs faisceaux libéroligneux, la subordination des genres, telle qu'elle a été établie, ne sera nullement détruite; au contraire, le nouvel état de choses augmenterait encore l'homogénéité des représentants de cette famille.

Quoi qu'il en soit, les genres *Dicksonia*, *Cibotium* et *Dennstaedtia* sont peu différenciés les uns des autres par les caractères anatomiques de la feuille. Le faisceau ligneux de la nervure secondaire des *Dicksonia* (fig. 55) a ses deux crochets supérieurs très rapprochés du plan de symétrie et des canaux oléo-résinifères nombreux dans la moitié interne du parenchyme cortical et dans le parenchyme pseudo-médullaire. La face supérieure de cette nervure porte des poils 1-sériés.

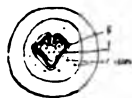
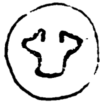
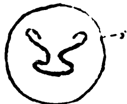


Fig. 55.

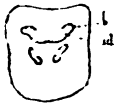
Le faisceau ligneux des *Cibotium* (fig. 56) a ses crochets supérieurs plus écartés et arqués et des canaux sécréteurs beaucoup moins nombreux. La face supérieure de cette nervure semble dépourvue de poils.


Fig. 56.

Quant au faisceau ligneux des *Dennstaedtia* (fig. 57), il a les branches très divergentes, les crochets terminaux recourbés brusquement et il est renforcé, à la face supérieure de son arc basilaire, par une bande de cellules mécaniques ou en est enveloppé complètement.


Fig. 57.

Les genres *Cyathea* et *Alsophila* possèdent également trois faisceaux libéroligneux dans la nervure médiane (fig. 58), disposés comme il a été dit plus haut.


Fig. 58.

Un sclérenchyme brun marron (*scl.*), formé de plusieurs assises, est enveloppé par chaque faisceau chez les *Cyathea*. Chez les *Alsophila*, ce tissu mécanique manque ordinairement ou est moins apparent.

Enfin le pétiole et la nervure secondaire des *Hemitelia* ont leurs faisceaux libéroligneux supérieurs à trois. Le liber des faisceaux pétiolaires renferme des fibres mécaniques et la couronne périphérique de sclérenchyme est séparée de l'épiderme par 1-2 assises de cellules à sections plus larges et à parois moins épaisses.

Toutes les Cyathéacées portent des poils 1-sériés à la face supérieure des nervures secondaires et possèdent des canaux oléo-résinifères dans les parenchymes conjonctifs, parfois aussi dans le liber (*Hemitelia*) de leur rachis.

La famille des Polypodiacées se rattache à celle des Cyathéacées par le genre *Platycerium*, dont les affinités anatomiques avec les *Hemitelia* sont incontestables : polystélie du pétiole, parenchyme mince sous-épidermique, tout au moins à la face supérieure de l'organe, et canaux sécréteurs apparents.

Le genre *Platycerium* possède en outre, dans le pétiole,

quelques faisceaux libéroligneux disposés en bande horizontale, au centre de l'anneau formé par les autres faisceaux. Chacun de ceux-ci est enveloppé par le sclérenchyme mécanique de couleur brune.

Le genre *Ceratopteris* fait suite au précédent, à cause des affinités qui l'y rattachent, telles que la polystélie du pétiole et l'absence de sclérenchyme sous-épidermique. Chez *C. thalictroides*, originaire du Sénégal, le parenchyme cortical du pétiole est formé par de larges cellules à contour plus ou moins sinueux, à parois minces et claires, excepté dans le voisinage des faisceaux où elles peuvent avoir une teinte brune. Ce pétiole est dépourvu de sclérenchyme nettement différencié.

Dans la section des Acrostichées, la polystélie est aussi de règle commune, mais avec tendance à la réduction du nombre des faisceaux qui peuvent se ramener aux deux caractéristiques des Polypodiacées.

En première ligne, nous voyons le genre *Chrysodium* avec sa curieuse structure fasciculaire du pétiole, structure dont j'ai parlé plus haut. De même que chez les *Ceratopteris*, il existe aussi des faisceaux libéroligneux internes. Une couronne sclérenchymateuse enveloppante est propre à chacun d'eux.

Le genre *Polybotrya* varie dans sa structure fasciculaire du pétiole, qui peut être comparée à celle des *Chrysodium* par le nombre et la disposition des faisceaux libéroligneux (*P. cylindrica*) ou ne posséder que deux faisceaux (*P. pultata*) et amorcer ainsi les genres chez lesquels le pétiole n'a jamais que ces deux faisceaux. Chaque faisceau des *Polybotrya* est enveloppé d'un anneau épais, brun ou jaune clair.

Le genre *Acrostichum* a les faisceaux libéroligneux disposés en arc peu ou largement ouvert supérieurement. Les extrémités de cet arc sont terminées par un gros faisceau caractéristique, dans lequel le bois affecte une conformation rappelant grossièrement celle, mieux définie, des Cystoptérinées. Chez *A. salicifolium*, l'arc comprend cinq faisceaux

et dix chez *A. longifolium*. Ces derniers sont complètement enveloppés d'un anneau mécanique brun, tandis que ceux de la première espèce ont, au lieu d'anneau, des massifs bruns, distincts et plus ou moins développés extérieurement.

Le pétiole des *Rhipidopteris*, qu'il s'agisse des frondes fertiles ou des stériles, ne renferme que deux faisceaux dont l'anneau mécanique enveloppant est peu ou pas développé.

Les canaux oléo-résinifères font défaut chez les Acrostichées.

Dans la section des Vittariées, qui vient après, nous retrouvons bien l'arc fasciculaire des Acrostichées, mais cet arc est composé d'une autre façon. Les deux gros faisceaux terminaux des Acrostichées sont médians chez les Vittariées, et les autres, plus petits, qui constituent les branches de l'arc, ne sont autre chose que des faisceaux destinés aux premières nervures du limbe.

Chez les *Vittaria*, les faisceaux principaux sont nettement distincts; leur bois forme une bande dirigée suivant le grand axe du faisceau. Le parenchyme cortical est composé de larges cellules, à parois également épaissies et peu sclérifiées. Le mésophylle de *V. lineale* Sw. est dépourvu de palissades, ses deux assises supérieures, à parois épaisses, ne renferment pas de chlorophylle.

Chez les *Antrophyum*, second genre de la tribu, les deux gros faisceaux peuvent être fusionnés en un seul à deux bois distincts (*A. subsessile*) ou être simplement en contact l'un de l'autre par un point, posséder leur liber et une couronne mécanique propre (*A. lanceolatum*). Le parenchyme cortical est constitué par de grandes cellules à contour sinueux et sans aucune trace de sclérenchyme sous-épidermique.

Après les Vittariées viennent les Gymnogrammées, chez lesquelles la composition de l'arc fasciculaire est subordonnée au degré de développement de la feuille.

Les *Hemionotis* n'ont, à la base du pétiole (*H. palmata*, *sagittata*), qu'un seul faisceau libéroligneux principal, dans lequel le bois, disposé en V, à branches parfois très diver-

gentes, est échancré ou non à sa pointe basilaire où vient se loger un très petit faisceau ligneux. Les branches du V se terminent ordinairement par un petit crochet caractéristique. Ce faisceau est dépourvu d'anneau scléreux.

Les *Gymnogramme* ou *Grammitis* se relient au genre précédent par la même disposition du faisceau ligneux, mais sans faisceau supplémentaire inférieur (*Gramm. leptophylla* Sw.) et en diffèrent, chez quelques-uns de leurs représentants, par l'existence de deux faisceaux ligneux (*Gymn. calomelanos*). Dans cette disposition, les faisceaux ligneux, plus ou moins sinueux, se terminent inférieurement par un crochet dirigé vers le plan de symétrie. Le limbe porte ordinairement des poils glandulifères courts, en quantité variable.

Ces deux genres, dépourvus d'indusium, se distinguent l'un de l'autre par la disposition des sores. Chez les *Hemionotis*, les sores sont linéaires, en bandes sur le dos des nervures ; tandis que chez les *Gymnogramme*, ils se trouvent sur le trajet et à l'extrémité des nervures.

La section des Ptéridées est caractérisée dans son ensemble par l'existence d'un faux indusium, la disposition marginale des sores et l'absence d'anneau mécanique autour des faisceaux.

Le genre *Cheilanthes* vient en première ligne à cause de ses affinités sporadiques avec les Gymnogrammées. Nous voyons l'unique faisceau libéroligneux du pétiole, tantôt rapprocher ses deux bois pour former l'échancrure inférieure des *Hemionotis* où existe un petit faisceau ligneux (*C. viscosa*), tantôt avoir ses deux bois nettement distincts (*Ch. Martensii*, *odora*) ; tantôt, enfin, n'avoir qu'un seul faisceau ligneux contourné et étroit comme celui des *Davallia* (*C. davallioides*), avec cette différence, ici, que les crochets terminaux sont tournés en dedans et très courts chez cette espèce, tandis qu'ils sont dirigés en dehors chez les *Davallia*. Néanmoins, je n'hésite pas à placer *C. davallioides* dans le genre *Davallia*, à cause des similitudes de structure intimes qui existent

dans leur faisceau ligneux pétiolaire, et les différences correspondantes qui caractérisent les mêmes faisceaux chez les autres *Cheilanthes*. Ces derniers possèdent aussi des poils glandulifères comme certains *Gymnogramme* et des poils 1-sériés.

Le genre *Nothoclæna* se rattache au précédent par ses poils 1-sériés, ainsi que par la conformation de son unique faisceau ligneux. Les branches de ce faisceau portent intérieurement un crochet plus accentué, souvent terminé en massue (*N. Marantae* R. Brown).

Le bois des *Cryptogramme* est exactement le même que celui des *Nothoclæna*; il n'existe, pour différencier ces genres, que les caractères morphologiques.

Même observation pour les *Allosurus*.

Avec le genre *Pteris*, nous arrivons à des Fougères dont le pétiole renferme 2 faisceaux libéroligneux, rarement un seul, avec bois en forme d'*hippocampe*. Le haut de l'organe n'a qu'un faisceau de même conformation que celui des *Cryptogramme*. Si je ne cite, la plupart du temps, dans cette étude critique des genres, que des caractères tirés du pétiole, c'est que, pour les Polypodiacées en général, les caractères tirés du limbe n'ont qu'une valeur spécifique. Je reprendrai ces derniers caractères au sujet des espèces de la flore *française*.

Enfin, le bois des faisceaux des *Adiantum* (*A. capillus veneris*) doit être intimement rattaché à celui des *Pteris* par sa conformation générale ; mais il lui arrive souvent d'être dépourvu des crochets terminaux dont l'existence indispensable détermine la forme en *hippocampe*.

Dans la section des Davalliées, dont les affinités avec celle des Ptéridées sont fournies par le genre *Lindsaya*, il n'existe que deux genres nettement caractérisés.

Le genre *Lindsaya* ne possède, dans le pétiole, qu'un faisceau libéroligneux dans lequel le bois a la même forme que celui des *Nothoclæna* et des *Cryptogramme*. La feuille de *L. fumarioides* Mett. porte des poils 1-sériés, 2-cellul., à extrémité arrondie.

Le faisceau ligneux des *Davallia* est très différent du précédent. Très étroit sur toute sa longueur et ne comprenant souvent qu'une seule file de larges vaisseaux, il replie largement en dehors ses deux branches qui se terminent brusquement soit en massue, soit en forme de petit crochet. Outre cette différence très caractéristique, le faisceau ligneux des *Davallia* contraste encore avec celui des *Lindsaya* par son égale épaisseur, tandis que chez ces derniers il est très épaissi dans la région moyenne de ses branches.

J'ai dit précédemment que je rattachais anatomiquement *Cheilanthes davallioides* au genre *Davallia*.

La section des Lonchitidées fait suite à celle des Davalliées avec laquelle elle a des affinités exprimées par le genre *Lonchitis*. En effet, le faisceau ligneux des *Lonchitis* a la même minceur et la même forme que celui des *Davallia*, avec cette seule différence qu'au lieu d'être recourbées en dehors, les branches vont en s'évasant, suivent une direction rectiligne pour se recourber brusquement et brièvement en dedans aux extrémités. De plus, ce faisceau, chez *L. pubescens*, renferme, ainsi que je l'ai indiqué, deux solutions de continuité à l'endroit où il relève ses branches.

Je n'ajouterai rien à ce que j'ai dit en ce qui concerne le genre *Pteridium*, dont les faisceaux libéroligneux affectent la disposition si caractéristique que l'on sait.

La tribu des Asplénées a été subdivisée par moi en trois sections : *Diplazinées*, *Aspléninées* et *Blechninées*. La première de ces sections ne renferme que le genre *Diplazium* qui se rattache directement au genre *Lonchitis* par le faisceau ligneux du pétiole, de même épaisseur et de même conformation.

Le genre *Diplazium* se distingue des autres de sa tribu par son unique faisceau ligneux dont les branches terminales se recourbent longuement, à leurs extrémités, vers le plan de symétrie, et par l'existence, sous l'épiderme du pétiole, de 2-3 assises de parenchyme à parois minces et claires (*D. proliferoides*) et par la dissémination de ses sores sur

toutes les nervures secondaires des segments foliaires.

La section des Aspléninées renferme les genres *Asplenum*, *Scolopendrium* et *Ceterach*. Le premier de ces genres est parfaitement caractérisé par le système fasciculaire du pétiole qui répond à deux états différents étroitement reliés entre eux. Le premier état est celui dans lequel le bois est représenté par deux faisceaux arqués en dehors et plus ou moins accolés par leurs faces convexes (*A. germanicum*, *trichomanes*, *septentrionale*, *ruta-muraria*, *glandulosum*). Le second état comprend les espèces dont le pétiole renferme deux faisceaux libéroligneux distincts, avec endoderme propre. Le bois de ces faisceaux a la même conformation que celui des espèces du premier groupe (*A. adiantum*, *nigrum*, *fontanum*, *lanceolatum*). On peut placer *A. marinum* comme espèce transitoire entre les deux groupes, parce que son pétiole peut avoir les deux faisceaux ligneux de l'un ou l'unique faisceau de l'autre.

Les Aspléninées ont les sores 1-latéraux, disposés sur la partie libre des nervures secondaires des segments.

Le faisceau ligneux principal de la nervure médiane de *Scolopendrium officinale* Sm. est identiquement le même que celui que l'on trouve à la partie supérieure d'*Asplenum adiantum-nigrum*. Dans les deux cas, le faisceau se compose de deux arcs vasculaires soudés par leur convexité, suivant le plan de symétrie; chacun de ces arcs est muni, à sa base, d'un crochet dirigé vers le même plan. Il y a donc affinité certaine entre les *Asplenum* et les *Scolopendrium*.

La base du pétiole de ces derniers se comporte différemment chez les individus du genre; tantôt les deux faisceaux ligneux sont distincts tout en ne formant qu'un seul faisceau (*S. sagittatum* DC.), tantôt ils sont entourés complètement de liber et constituent deux faisceaux libéroligneux séparés (*S. officinale* Sm.). Dans ce dernier cas, chaque faisceau ligneux affecte la forme d'un arc ouvert latéralement et est dépourvu de crochets inférieurs. Des amas de sclérenchyme brun, plus ou moins développés, sont localisés sur les côtés

des faisceaux distincts, et sur quatre points diamétralement opposés quand le faisceau est unique.

Je ne fais que mentionner les deux petits faisceaux latéro-supérieurs qui peuvent exister ou non à la base ou au sommet du pétiole.

Le genre *Ceterach* clôt la section des ASPLÉNINÉES. Ses affinités anatomiques avec les *Scolopendrium* sont incontestables. Nous retrouvons dans son pétiole les deux mêmes faisceaux ligneux séparés, avec rudiment de crochet inférieur et les mêmes masses de sclérenchyme brun ; celles de la face interne des faisceaux sont beaucoup plus enveloppantes.

La section des BLECHNINÉES comprend les genres *Woodwardia* et *Blechnum*, qui ont entre eux, ainsi qu'avec la section des ASPLÉNINÉES, de nombreuses affinités.

Les deux faisceaux libéroligneux du pétiole des *Woodwardia* renferment toujours un faisceau en *hippocampe* ; ils sont aussi enveloppés d'un anneau scléreux jaune brun.

Les deux faisceaux ligneux des *Blechnum* ont même conformation que les précédents, mais l'anneau sclérenchymateux manque ordinairement et souvent ces faisceaux possèdent, en outre, un petit faisceau libéroligneux inférieur et intermédiaire aux deux autres.

J'ai divisé la tribu des ASPIDIÉES en trois sections (*Cystoptérinées*, *Hémesthéminées* et *Aspidinées*) parfaitement diagnostiquées par l'anatomie. La première section possède deux faisceaux libéroligneux dans lesquels le bois affecte la forme hippocampe. La seconde peut parfois revêtir cette forme, mais le plus souvent elle ne possède qu'un seul faisceau ligneux identique à celui des *Nothoclæna*, *Allosurus*, etc. ; enfin la troisième a le faisceau ligneux en forme de *cornue*, et possède en outre un arc inférieur de petits faisceaux en nombre variable.

Le faisceau ligneux en forme d'hippocampe est nettement développé chez les *Athyrium*, dans lesquels la partie supérieure du pétiole peut n'avoir qu'un faisceau (*A. filix-femina*) ou deux (*A. alpestre*).

Chez les *Cystopteris*, la forme hippocampe est moins bien développée ; les crochets terminaux sont ordinairement rudimentaires. Mais ce n'est là qu'un caractère quantitatif, qui est insuffisant pour établir une distinction.

Les *Woodsia* ont deux faisceaux ligneux en hippocampe ou un seul (individus moins vigoureux), identique à celui de quelques genres des Ptéridées.

Le genre *Phegopteris* comprend les *P. polypodioidea* Fée et *P. triangularis* Car. et Saint-Lager.

Le *Phegopteris polypodioidea* Fée a aussi deux faisceaux ligneux de même conformation ; son limbe porte des poils 1-cellul. et simples.

Les *P. triangularis* (= *P. dryopteris* Fée) et *calcarea* Fée, qui représentaient le genre *Dryopteris*, possèdent les mêmes faisceaux ligneux que les *Phegopteris*, mais le limbe est glabre chez le premier et l'épiderme inférieur porte quelques poils 1-cellul. chez le second.

Il en est de même pour le genre *Onoclea* (*O. sensibilis*).

Ces divers genres, sauf le genre *Onoclea* qui possède des frondes fertiles et des stériles, ne sont caractérisés morphologiquement que par l'existence ou l'absence d'indusium, la position des sores sur les nervures, à leur bifurcation ou sur les bords du limbe, et enfin par les dimensions des frondes, ainsi que par le degré de division du limbe. Il ne faut pas attacher une trop grande importance à la plupart de ces caractères. Plusieurs botanistes émérites n'ont pas craint de rompre avec cette fâcheuse manie qui consiste à créer des genres en se basant sur des données fugaces et sans valeur réelle. Il y aura encore des réductions à opérer dans la section des Cystoptérinées ; peut-être fusionnera-t-on les genres *Athyrium* et *Cystopteris*. Je n'ai pas encore d'opinion bien arrêtée sur l'anatomie de ces divers genres, qui, dirigée sur tous les organes, ne fournira jamais que des caractères génériques insuffisants ; néanmoins j'indique ici la probabilité de quelques modifications futures.

Je tiens du Muséum de Paris un échantillon incomplet,

étiqueté *Polypodium sus' ensum*, sans autre indication, qui ne possède qu'un faisceau libéroligneux à la base du pétiole, dans lequel le bois affecte exactement la même conformation que celui des *Asplenum*, c'est-à-dire qu'il se compose de deux arcs vasculaires à convexités tournées vers le plan de symétrie et adossés l'un contre l'autre à la base (fig. 59). Le limbe de cette plante porte aussi de longs poils simples et 1-cellul. La structure si caractéristique de cette Fougère, très différente de celle des autres *Polypodes* versés dans la section des CYSTOPTÉRINÉES, et en même temps si conforme à celle des *Asplenum*, m'autorise à ranger *P. suspensum* dans ce dernier genre, sous le nom de *Asplenum suspensum*.

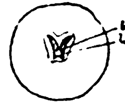


Fig. 59.

Deux *Polystichum* (*P. oreopteris* et *thelypteris*) ont paru à Newmann si différents des autres espèces du même genre, qu'il en a fait le genre *Hemestheum*. L'anatomie donne raison à ce savant. *P. oreopteris* ne possède ordinairement qu'un faisceau libéroligneux à la base du pétiole, dans lequel le bois affecte la même forme que celui des genres *Nothoclæna*, *Allosurus*, etc., c'est-à-dire la forme de deux hippocampes se regardant par leur face ventrale et soudés entre eux par l'extrémité de leur crochet inférieur un peu redressé.

Polystichum thelypteris peut avoir deux faisceaux ligneux en hippocampe à la base du pétiole ou n'avoir qu'un seul faisceau comme l'espèce précédente.

Ces deux Fougères de la section des HÉMESTHÉMINÉES diffèrent donc très peu anatomiquement l'une de l'autre. Je ne crois pas qu'il convienne d'attribuer une plus grande importance à leurs caractères externes, qui ont été interprétés si différemment par les monographes. Les uns ont rangé ces deux *Polystichum* dans les *Aspidium* (Newmann) ; d'autres les ont appelés *Nephrodium* (Desvaux). Quoi qu'il en soit, ils diffèrent manifestement par leurs caractères anatomiques, tirés du pétiole, des autres *Polystichum* ; il y a donc tout lieu de les enlever du genre *Polystichum* et de les ranger le plus près possible des CYSTOPTÉRINÉES en leur donnant le nom

générique *Hemestheum* (*H. oreopteris* et *H. thelypteris*).

La section des Aspidinées comprend les genres *Aspidium*, *Polystichum* et *Nephrolepis*.

Les deux premiers possèdent, sur une coupe transversale, deux faisceaux libéro ligneux principaux à la base du pétiole, avec un bois en forme de *cornue*, plus un arc inférieur de petits faisceaux au nombre de 1-5. Les autres caractères, tirés du limbe, des poils, des stomates, sont aussi les mêmes partout. De sorte que ces deux genres ne sont pas différenciés anatomiquement. Au point de vue morphologique, ils ne se distinguent guère que par le mode d'insertion de leur indusium qui est stipité et libre dans tout son pourtour chez les *Aspidium*, tandis que chez les *Polystichum* l'indusium est adhérent par le centre, ainsi que par un pli qui va à un point de la périphérie. Ces caractères me paraissent insuffisants à diagnostiquer ces deux genres; aussi je considérerai le second (*Polystichum*) comme un sous-genre des *Aspidium*.

Le pétiole des *Nephrolepis* renferme aussi à sa base deux faisceaux libéroligneux principaux, dont les bois, ainsi que je l'ai dit, ne sont pas en forme de cornue, et un arc inférieur composé ordinairement de trois petits faisceaux.

Les *Polypodium vulgare* et *P. plantaginum* diffèrent trop anatomiquement des autres Polypodes pour pouvoir être réunis à eux. De même que les *Polystichum* et les *Aspidium*, ils possèdent deux faisceaux libéroligneux principaux et 1-2 petits faisceaux inférieurs qui, avec les deux gros, forment un arc ouvert en haut. Quelques échantillons ne m'ont donné, avec les petits faisceaux inférieurs, qu'un seul faisceau supérieur dans lequel se trouvent les deux bois des gros faisceaux précédents. L'existence permanente de petits faisceaux inférieurs est un caractère remarquable et suffisant pour différencier la tribu des Polypodiées.

Le tableau récapitulatif suivant permettra de saisir, d'un seul coup d'œil, les caractères les plus saillants employés dans la distinction des genres.

Les petites figures schématiques de la première colonne représentent une coupe transversale du pétiole, pratiquée à la base de l'organe, toutes les fois que cela m'a été possible. Les exceptions ont été signalées plus haut. Il n'a été représenté dans ces figures que la configuration et la disposition relative des faisceaux ligneux.

		GENRES.	PÉTIOLES.	POILS.	VAISSEAUX GLANDULAIRES APPARENTS.	FIBRES LIBÉRIENNES.	SCLÉRENCHYME SOUS-ÉPIDERMIQUE.	ANNEAU DU SPORANGE.	INDUSIUM.	LIMBE.
Fam. I. HYMÉNOPHYLLACÉES.		1. Hymenophyllum.		étoilés	○	○	+	Ann. complet horizontal.	Indus. 2-lob.	1 assise.
		2. Trichomanes....		id.	○	○	+	»	Indus. cupulif. à bord entier.	»
		3. Didymoglossum.		1 cell.	○	○	+	»	»	»
Fam. II. LOXSOMACÉES.		4. Loxsoma........		○	○	+	+	Oblique.	»	Limbe à plusieurs assises.
Fam. III. SCHIZÉACÉES.	Schizéinées..	5. Aneimia.......		ét., 1-sér.	○	+	+	Horiz., complet, apicil.	»	»
		6. Mohria.........		»	○	○	+	»	»	»
		7. Schizea.........		○	○	○	+	»	»	»
	Lygodinées.	8. Lygodium.......		1-sér.	○	○	+	»	»	»
Fam. IV. GLEICHÉNIACÉES.		9. Platyzoma......		»	○	○	+	Horizontal.	Indus. ○	»
		10. Gleichenia......		»	○	○	+	»	— ○	»
		11. Mertensia.......		○	○	○	+	»	— ○	»
Fam. V. OSMUNDACÉES.		12. Osmunda.......		○	+	○	+	Rudim. obliquement transv., apicilaire.	»	»
		13. Leptoteris.......		○	+	○	+	»	»	»
		14. Todea..........		○	+	○	+	»	»	»
Fam. VI. MATONIACÉES.		15. Matonia.......		papilles	+	+	+	Sub-oblique, presq. compl.	»	»
Fam. VII. CYATHÉACÉES	Dicksoniées.	16. Dicksonia.......		1-sér.	○	○	+	Compl., obl.	Ind. 2-valve.	»
		17. Cibotium........			+ ou ○	○	+	»	»	»
		18. Dennstædtia.....		1-sér.	○	○	+	»	»	»
	Alsophilées.	19. Cyathea.........		»	+	○	+	»	Ind. cupulif.	»
		20. Alsophila.		»	+	○	+	»	Indus. ○	»
		21. Hemitelia......		»	+	+	○	»	-- ○	»
Fam. VIII. POLYPODIACÉES.	Platycériées.	22. Platycerium.....		»	+	○	○	Incomplet, vertical	— ○	»
	Parkériées..	23. Ceratopteris.....		»	○	○		»	Indus. faux.	»

Fam. VIII. POLYPODIACÉES.	*Acrostichées.*	24. Chrysodium	»	○	○	+	»	Indus. faux ou nul.	»
		25. Polybotrya	1-sér obl	○	○	+	»	»	»
		26. Acrostichum	»	○	○	+	»	»	»
		27. Rhipidopteris	»	○	○	+	»	»	»
	Vittariées.	28. Vittaria	1-sér.	○	○	+	Ann. incompl. vertical	»	»
		29. Antrophyum	»	○	○	○	»	»	»
	Gymnogrammées.	30. Hemionotis	»	○	○	+	»	Indus. ○	»
		31. Gymnogramme	1-sér. esp.	○	○	+	»	— ○	»
	Ptéridées.	32. Cheilanthes	— glaud.	○	○	+	»	Indus. faux	»
		33. Nothochlæna	1-sér.	○	○	+	»	»	»
		34. Cryptogramme	○	○	○	+	»	»	»
		35. Allosurus	○	○	○	+	»	»	»
		36. Pteris	○	○	○	+	»	»	»
		37. Adiantum	○	○	○	+	»	»	»
	Davalliées.	38. Lindsaya	1-sér, obl.	○	○	+	»	Indus. vrai	»
		39. Davallia	○	○	○	+	Ann. ○	»	»
	Lonchitidées	40. Lonchitis	1 sér.	○	○	+	Ann. incompl. vertical	»	»
		41. Pteridium	»	○	○	+	»	»	»
	Aspléniées. Diplaziées.	42. Diplazium	»	○	○	○	»	»	»
	Aspléniées.	43. Asplenum	1-sér., 1-cel. en masse	○	○	+	»	Ind. fixé par le bord.	»
		44. Scolopendrium	»	○	○	+	»	»	»
		45. Ceterach	○	○	○	+	»	»	»
	Blechninées.	46. Woodwardia	»	○	○	+	»	»	»
		47. Blechnum	»	○	○	+	»	»	»
	Aspidiées. Cystoptérinées.	48. Athyrium	»	○	○	+	»	Ind. en bouclier ou en r.	»
		49. Cystopteris	»	○	○	+	»	»	»
		50. Woodsia	»	○	○	+	»	»	»
		51. Phegopteris	1-cel. obl.	○	○	+	»	Indus. nul	»
		52. Dryopteris	○	○	○	+	»	»	»
		53. Onoclea	»	○	○	+	»	Indus. vrai	»
	Hémesthéminées.	54. H. oreopteris	»	○	○	+	»	»	»
		55. H. thelypteris	»	○	○	+	»	»	»
	Aspidinées.	56. Aspidium	1-sér.	○	○	+	»	»	»
		57. Polystichum	»	+inconst.	○	+	»	»	»
		58. Nephrolepis	»	+	○	+	»	»	»
	Polypodiées.	59. Polypodium	1-sér.	○	○	+	»	Indus. ○	»

Tableau résumant les principales affinités

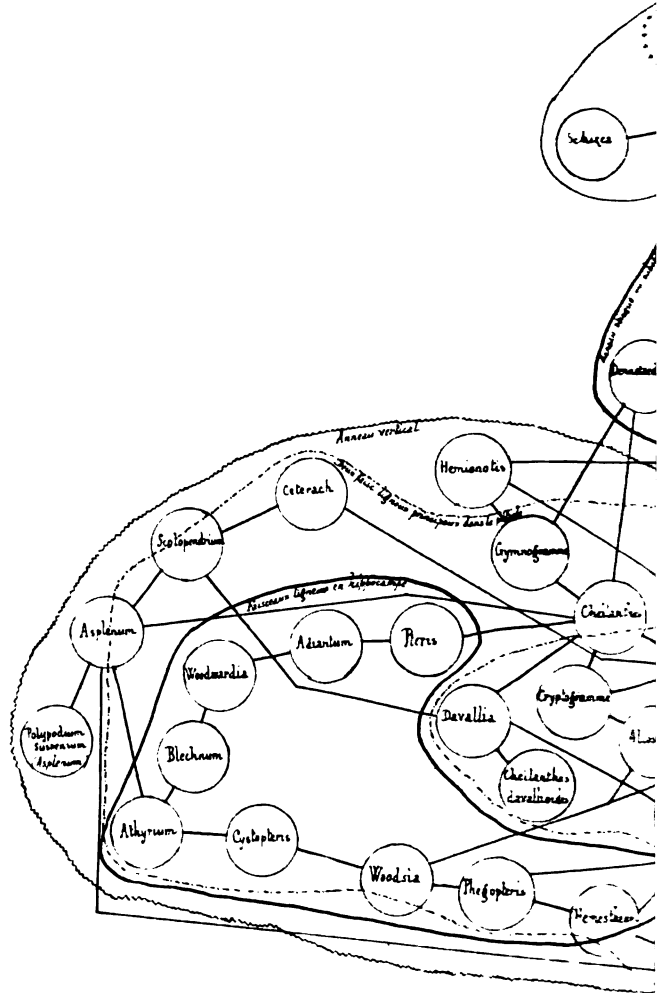
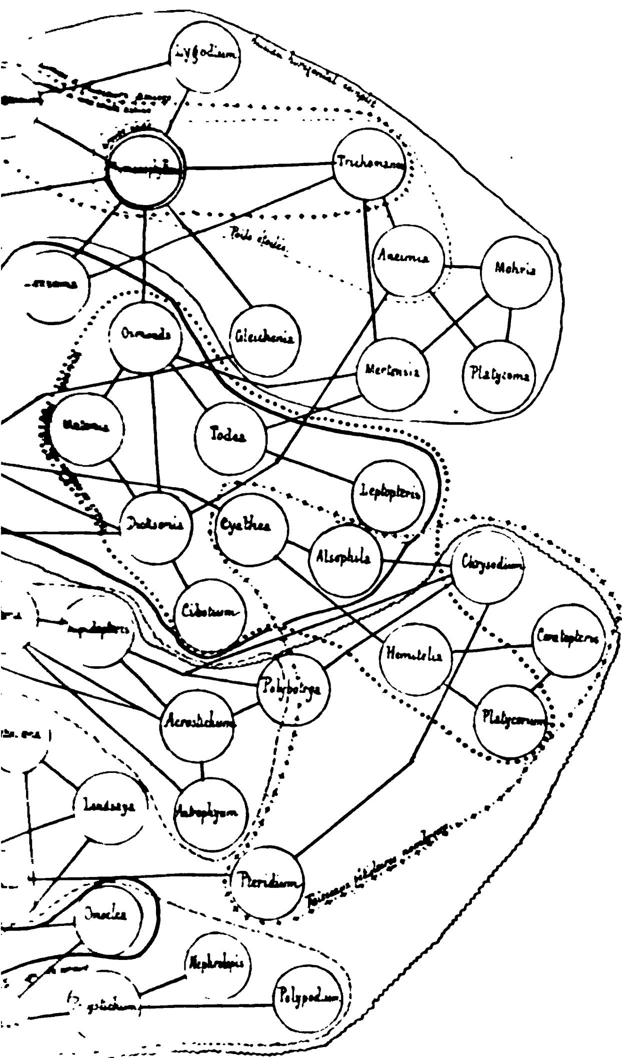


Fig.

atomiques et morphologiques des genres.



CHAPITRE IV

FOUGÈRES DE LA FLORE FRANÇAISE.

Avant d'examiner la valeur spécifique des Fougères de France, je crois utile, pour montrer la richesse de notre Flore, d'en donner l'énumération systématique d'après ma classification de la page 300.

Fam. I. — HYMÉNOPHYLLACÉES.			*Hymenophyllum Tunbridgense*	Spec.
			H. peltatum Desv.	Sub spec.
			Trichomanes radicans Sw.	Spec.
Fam. II. — OSMUNDACÉES			*Osmunda regalis* L.	—
Fam. III. — POLYPODIACÉES.	GYMNOGRAMMÉES		*Grammitis leptophylla* Sw.	—
	PTÉRIDÉES		*Cheilanthes odora* Sw.	—
			Nothoclæna Marantæ R. Brown	—
			Notoclæna vellea Desv.	Sub. spec.
			Allosurus crispus Bernh.	Spec.
			Pteris critica L.	—
			Adiantum capillus veneris L.	—
	LONCHITIDÉES		*Pteridium aquilinum* Kuhn.	—
	ASPLÉNÉES	1. Aspléninées.	*Asplenum trichomanes* L.	—
			— *glandulosum* Loisel.	—
			— *ruta-muraria* L.	—
			— *germanicum* Weiss.	Hybride.
			— *septentrionale* Sw.	Spec.
			— *viride* Huds.	Sub spec.
			— *marinum* L.	Spec.
			— *fontanum* Bernh.	—
			— *adiantum nigrum* L.	Sub. spec.
			— *lanceolatum* Huds.	Sub. spec.
			Scolopendrium officinale DC.	Spec.
			— *sagittatum* DC.	—
			Ceterach officinarum Willd.	—
		2. Blechninées.	*Blechnum spicant* Sm.	—
	ASPIDIÉES	1. Cystoptérinées.	*Athyrium filix-femina* Roth.	—
			— *alpestre* Desv.	Race.
			Cystopteris fragilis Bernh.	Spec.
			— *montana* Bernh.	Race.
			— *alpina* Desv.	Variété.
			Woodsia hyperborea R. Br.	Spec.
			Phegopteris polypodioidea Fée	Spec.
			Phegopteris triangularis Car. et St-Lag.	Sub. spec.
		2. Hémesthéminées.	*Hemestheum oreopteris* Parm.	Spec.
			H. thelypteris Parm.	—

POLYPODIACÉES (suite)	ASPIDIÉES (suite)	3. Aspidinées.	*Aspidium aculeatum* Doll..	Spec.
			— *Lonchitis* Sw....	Variété.
			Polystichum æmulum Dut..	Sub. spec.
			— *Boottii* de Rey Pailhade............	Variété.
			— *cristatum* Roth.....	Spec.
			— *filix-mas* Roth.....	—
			— *remotum* Koch.....	Variété.
			— *rigidum* DC.........	Sub. spec.
			— *spinulosum* DC......	Spec.
	POLYPODIÉES..................		*Polypodium vulgare* L.....	Spec.

Genre HYMENOPHYLLUM.

H. Tunbridgense Sm. — Dans cette Fougère, que j'ai étudiée sur des échantillons provenant de Cherbourg et de la Faculté de Montpellier, les cellules, composant l'unique assise du limbe, sont petites et à contours rectilignes vues de face. L'épiderme du pétiole est sclérifié et de couleur brun marron de la même façon que le parenchyme cortical. L'unique faisceau ligneux comprend une vingtaine de vaisseaux disposés en une masse irrégulière, plus ou moins triangulaire, à sommet inférieur, avec tendance à former deux crochets de petits vaisseaux sur les côtés supérieurs.

H. peltatum Desv., que j'ai étudié sur des échantillons provenant du Finistère et d'Irlande, ne diffère du précédent que par une étendue 2-3 fois plus grande des cellules du limbe, par des cellules épidermiques 5-6 fois plus larges, non sclérifiées et un faisceau ligneux ne comprenant environ qu'une dizaine de vaisseaux disposés en une masse plus ou moins circulaire.

Suivant mon opinion, *H. Tunbridgense* serait une bonne espèce et le second, étant donné le caractère tiré de l'épiderme du pétiole, plus important que ceux fournis par les dimensions des cellules du limbe et le volume du faisceau ligneux pétiolaire, serait une sous-espèce du premier.

D'ailleurs, au point de vue morphologique, ces deux plantes ne diffèrent guère que par leurs frondes plus ou moins dressées, à segments plus ou moins étroits ou divisés.

Genre Trichomanes.

J'ai indiqué, plus haut, les affinités intimes qui existent entre les *Hymenophyllum* et les *Trichomanes*, pour ne pas être obligé d'y revenir ici. Comme *T. radicans* figure seul dans la Flore de France (Basses-Pyrénées), je n'ai pas à discuter sa valeur taxinomique.

Quant à ses caractères distinctifs, ils sont fournis par ceux du genre auquel il appartient.

Genre Osmunda.

Osmunda regalis L., seul représentant en France de la famille des Osmundacées, est une espèce aussi bien caractérisée par l'anatomie que par la morphologie. Une simple coupe transversale, pratiquée à la base du pétiole (fig. 61), suffit pour la déterminer.

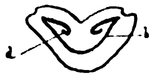


Fig. 61.

Les deux crochets (*d*) supérieurs, formés par les extrémités des branches du faisceau ligneux, ne se produisent que dans cette plante.

Genre Gymnogramma.

Grammitis leptophylla Sw. représente seul le genre. Cette Fougère annuelle est dépourvue d'indusium ; ses sporanges, brièvement pédicellés, sont disposés sur le trajet et à l'extrémité des nervures, ces dernières se terminant très près du bord des segments. Une coupe transversale du limbe indique un mésophylle sans palissades, composé de 2-3 assises de cellules sensiblement isodiamétriques. L'épiderme supérieur est recticurviligne; l'inférieur, onduleux. Une coupe transversale, pratiquée à la base du pétiole, montre un faisceau ligneux en forme de V (fig. 62).

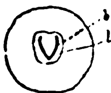


Fig. 62.

L'épiderme et les 3-4 assises sous-jacentes du parenchyme cortical sont sclérifiés et de couleur brun marron.

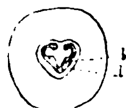
Genre Cheilanthes.

Cheilanthes odora Sw. Cette gracieuse espèce, odorante, à limbe bi-pennatisséqué, a le pétiole couvert de fines écailles; les sores en groupes distincts à l'extrémité des petites nervures. Son faisceau pétiolaire renferme deux arcs ligneux, disposés en croissant, plus larges vers la face dorsale du pétiole que vers la face ventrale (fig. 63). L'épiderme et presque tout le parenchyme cortical de la base du pétiole sont transformés en sclérenchyme brun marron. Le mésophylle, composé de 4-5 assises, est dépourvu de palissades et les deux épidermes ont leurs cellules à contours onduleux.


Fig. 63.

Genre Nothoclœna.

N. Marantae R. Brown est une bonne espèce qui se distingue nettement de la suivante. Son faisceau ligneux se compose de deux branches vasculaires qui s'élèvent parallèlement entre elles, tout en s'épaississant (fig. 64), puis se recourbent en dehors à angle droit pour se relever ensuite vers le plan de symétrie, sous forme de crochets terminés en tête. Le mésophylle est nettement bifacial, avec 2-3 assises de longues palissades. Les deux épidermes sont onduleux. Ces caractères se maintiennent sur des échantillons provenant de la Corse, de l'Ardèche et de l'Aveyron.


Fig. 64.

N. vellea Desv. diffère du précédent: 1° par son mésophylle homogène, ordinairement sans palissades, moins épais; 2° par le faisceau ligneux du pétiole (fig. 65) dont les branches, moins puissantes, vont sans cesse en s'écartant et se terminent en crochet pointu, non en massue.


Fig. 65.

De très nombreux poils, longs et 1-sériés, existent sur les deux faces du limbe de *N. vellea*, et seulement dans le voisinage des sores de *N. Marantae.*

Je ne considère *N. vellea* que comme une sous-espèce du précédent, propre à la Corse et aux Pyrénées-Orientales, où elle a été trouvée par M. Flahault. Morphologiquement, ces deux *Nothoclæna* ne diffèrent que par la forme des lobes qui sont presque aigus ou plutôt obtus chez *Marantae*, et ovales arrondis chez *vellea*, ainsi que par l'absence de poils sur le pétiole brun foncé du premier.

Genre Allosurus.

A. crispus Bernh. se reconnaît aisément par ses deux sortes de frondes, les unes sporangifères, les autres stériles; celles-ci ont les nervures pennées et à terminaisons marginales. Le faisceau ligneux, considéré à la base du pétiole d'échantillons provenant de la Haute-Garonne et de la Haute-Savoie, m'a toujours paru sous une forme qui rappelle parfaitement celle de *Nothoclæna vellea*, mais avec les crochets en moins. Le mésophylle comprend 5-6 assises de cellules, sans palissades; les épidermes sont onduleux; celui du pétiole est resté à parois minces et les 2-3 assises sous-jacentes du parenchyme cortical sont sclérifiées.

Genre Pteris.

P. cretica L. est aussi caractéristique que le précédent avec ses deux sortes de frondes, les unes fertiles, les autres stériles; ses sores sont disposés en ligne marginale, n'arrivent pas jusqu'au sommet des folioles et sont recouverts d'un faux indusium. J'ai dit, plus haut, que le pétiole pouvait renfermer un ou deux faisceaux ligneux. Dans le premier cas, ce faisceau possède exactement la conformation de celui de *Nothoclæna vellea*; dans le second, chaque faisceau a la forme d'hippocampe. Les épidermes foliaires ont leurs cellules très larges et à contours très onduleux.

Genre Adiantum.

A. capillus-veneris L. diffère anatomiquement de l'espèce précédente par ses épidermes foliaires à cellules très convexes extérieurement en coupe transversale, par son mésophylle composé seulement de 2-3 assises sans palissades, par ses deux faisceaux ligneux chez lesquels les crochets supérieur et inférieur ne se sont pas développés (hippocampe moins ses crochets), enfin par ses épidermes supérieur et inférieur, à cellules dirigées suivant le sens des folioles ; ces dernières sont cunéiformes et arrondies sur le bord opposé au pétiole.

Genre Pteridium.

P. aquilinum Koch. Une simple coupe transversale dans le pétiole permet de déterminer cette belle Fougère, grâce à la disposition de ses faisceaux libéroligneux et des massifs de sclérenchyme brun qui les isolent les uns des autres, disposition qui rappelle assez l'Aigle impérial d'Autriche.

Genre Asplenum.

GENRE ASPLENUM.	POILS.	ÉPID. FOL.	STOMATES.	MÉSOPHYLLE	PÉTIOLE. Épiderme.	Sclérenchyme.	Faisceaux ligneux.
A. trichomanes L.	1-sér.	Ondul.	60 μ long	Homogène, ép. 150 μ.	non scl.	4 assises	
A. glandulosum Loisel	1-cell. gland.	—	55 μ	Homogène, 160 μ.	—	2 —	
A. ruta-muraria L.		Rectic. ou subond.	54 μ	Ordin. bifacial, 210 μ.	—	2-5 —	
A. germanicum W.	○	Subond.	51 μ	Hom., 106 μ.	—	1-2 -	
A. septentrionale Sw.	○	Rectic. ou subond.	53 μ	Ordin. bifacial, 116 μ.	sclér.	1-5 —	
A. viride Huds.	○	R., subond., ondul.	42 μ	Hom., 116 μ.	—	3-4 —	
A. marinum L.	○	Subond., ondul.	53 μ	— 173 μ.	non s.l.	1-12 —	
A. fontanum Bernh.	○	Subond.	73 μ	— 93 μ.	—	3-4 —	
A. adiantum-nigrum L.	○, RR, 1-sér.	R., subond.	76 μ	— 160 μ.	—	2-5 —	
A. lanceolatum Hud.	○	R., subond.	56 μ	— 120 μ.	—	2-4 —	

Le tableau précédent donne un aperçu des caractères anatomiques les plus saillants ; il est ainsi facile de s'assurer que la plupart de ces caractères sont simplement quantitatifs.

A. trichomanes L. est une espèce assez bien caractérisée par ses poils 1-sériés, courts, paucicellulaires, à extrémité libre arrondie, par l'inégale épaisseur des cellules de l'épiderme supérieur (c. transvers.), enfin par l'existence fréquente de cellules à contenu marron dans le parenchyme cortical du pétiole.

Le polymorphisme foliaire (var. *incisa* Moore et var. *ramosa* de Rey-Pailh.), ainsi que la variabilité des caractères anatomiques de cette plante, sauf celui tiré des poils, me portent à croire que cet *Asplenum* pourrait très bien avoir été le point de départ de toutes les espèces françaises du genre.

A. glandulosum Loisel a, ainsi que son nom l'indique, les deux épidermes couverts de poils 1-cellul. et glandulifères. Ce caractère très spécial en fait une bonne espèce que, en raison des nombreux points communs qu'elle possède avec *A. trichomanes*, je placerai à côté de ce dernier dans une branche dérivée spéciale.

A. ruta-muraria L. ne diffère de *A. trichomanes* que par un mésophylle ordinairement bifacial, beaucoup plus épais (210 μ au lieu de 150), l'absence de poils épidermiques et l'inconstance de conformation du faisceau ligneux de la base du pétiole, qui peut être unique ou constitué par deux arcs ligneux à convexités tournées vers le plan de symétrie.

Cette Fougère ne me paraît être qu'une simple espèce morphologique intimement rattachée à l'espèce nodale par des formes de transition.

A. septentrionale Sw., que j'ai étudié sur de nombreux échantillons provenant de la Haute-Savoie, des Hautes-Pyrénées, des Pyrénées-Orientales et de la Corse, m'a toujours donné, sous l'épiderme supérieur du limbe, une assise discontinue de cellules hypodermiques à parois épaisses, ainsi que les cellules épidermiques de la base du pétiole sclérifiées au même degré que les 1-3 assises sous-jacentes du paren-

chyme cortical. Je considère cette plante comme une espèce proprement dite, au même titre que *A. trichomanes*.

A. germanicum Weiss ne possède aucun caractère qui lui soit propre. Il a l'épiderme supérieur, la longueur des stomates, l'assise sus-endodermique, le sclérenchyme épais du *septentrionale*. Il se rapproche aussi d'*A. trichomanes* par le mésophylle, par les cellules épidermiques du pétiole, ainsi que par son faisceau ligneux ; mais il n'a pas les poils de cette dernière espèce ni les cellules mécaniques hypodermiques de la feuille d'*A. septentrionale*.

L'opinion du Dr Bravais, de Gremli, d'Ascherson, de Loret, etc., concernant la nature hybride de *A. germanicum* (*A. septentrionale*, *A. trichomanes*) se trouve donc confirmée par l'anatomie. Tandis que celle de Bory, de Correvon, etc., qui consiste à considérer cette Fougère comme un hybride de *A. ruta-muraria* et de *A. septentrionale*, ne l'est pas.

A. viride Huds. n'est qu'une sous-espèce d'*A. trichomanes*, dont il ne diffère que par la partie supérieure du pétiole et le rachis verts, ses stomates plus petits (42 μ au lieu de 60), son mésophylle moins épais (116 μ au lieu de 150), plus lacuneux, et par l'existence constante de deux faisceaux ligneux sur des échantillons récoltés dans le Cantal, les Hautes-Pyrénées et la Haute-Savoie.

A. marinum L. est le point de départ d'une nouvelle série dérivée de *A. trichomanes*, caractérisée par l'existence de deux faisceaux libéroligneux distincts à la base du pétiole. *A. marinum* possède parfois les deux faisceaux ligneux, coalescents à la base, des *A. trichomanes*, *glandulosum*, *ruta-muraria*, ou les deux faisceaux libéroligneux distincts des *A. fontanum*, *adiantum-nigrum* et *lanceolatum*.

A. marinum ne diffère d'*A. trichomanes* que par la forme et les dimensions de ses folioles, sa taille plus forte, son rachis vert en partie, son mésophylle plus épais et sa glabréité.

A mon point de vue, il n'est qu'une espèce morphologique d'*A. trichomanes*, localisée surtout non loin du littoral de l'Océan et de la Méditerranée.

A. fontanum Bernh. (incl. *A. Halleri* DC.) est une nouvelle espèce morphologique polymorphe, assez bien différenciée par ses deux faisceaux libéroligneux pétiolaires, enveloppés chacun d'un anneau de sclérenchyme jaunâtre et par les grandes dimensions de ses stomates (73 μ). Cette espèce comporte de nombreuses variétés (*furcata* de Rey-Pailh., *ramosa* de Rey-Pailh., *laciniata* de Saporta). « Cette Fougère rupicole est ordinairement moins élevée que sa variété *Halleri*, mais la fronde en est plus raide et le pétiole plus fort et plus rigide. » (De Rey-Pailhade.)

A. adiantum-nigrum L. n'est qu'une sous-espèce morphologique, très polymorphe, de *A. fontanum*, malgré le degré de division et l'ensemble de son limbe foliaire. Ces deux Fougères ne diffèrent entre elles que par des caractères quantitatifs et l'existence sporadique de quelques rares poils 1-sériés sur le limbe d'*A. adiantum-nigrum* rappelant ceux d'*A. trichomanes*.

A. lanceolatum Huds. ne diffère pas anatomiquement

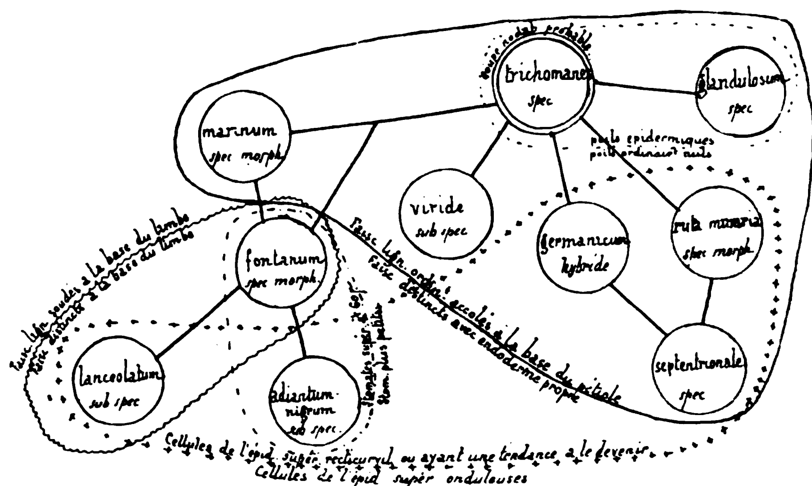


Fig. 66.

d'*A. adiantum-nigrum* ni d'*A. fontanum*. Je crois qu'au point devue morphologique ou biologique, il n'existe pas de

caractères bien importants permettant d'assigner une dignité spécifique à *A. lanceolatum*. Il ne s'agit encore ici que d'une sous-espèce d'*A. fontanum*.

La figure ci-dessus (fig. 66) permettra de saisir plus facilement les rapports d'affinités que ces diverses Doradilles ont entre elles.

Genre Scolopendrium.

S. officinale DC. est une espèce parfaitement caractérisée par la présence, sur l'épiderme inférieur, de poils 1-sériés, à extrémité arrondie et à contenu brun marron; par ses énormes stomates ovales, d'une longueur de 70 μ, son mésophylle d'une épaisseur de 300 μ; par l'existence, sous l'épiderme du pétiole, de 4-5 assises de parenchyme mince (*cour. mince*), suivies d'une couronne plus profonde de sclérenchyme (*scl.*), et enfin de deux faisceaux libéro ligneux à la base du pétiole (fig. 67).

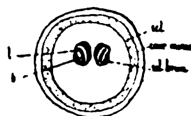


Fig. 67.

S. sagittatum DC. est seulement une espèce morphologique, mais assez bien différenciée par l'anatomie. Elle diffère de la précédente : 1° par l'absence de poils épidermiques; 2° un mésophylle moins épais, 140 μ; 3° par le tissu scléreux du pétiole en contact immédiat avec l'épiderme, et 4° par son unique faisceau libéro ligneux de la base du pétiole, renfermant deux arcs vasculaires onduleux (fig. 68). Le faisceau est muni, en quatre points diamétralement opposés, de massifs scléreux bruns.

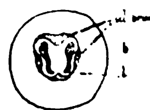


Fig. 68.

Genre Ceterach.

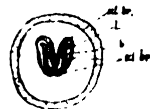


Fig. 69.

C. officinarum Willd. se rapproche beaucoup du genre précédent par la structure des faisceaux libéro ligneux pétiolaires (fig. 69); mais il en diffère par la disposition de l'anneau scléreux, brun et discontinu,

qui les enveloppe respectivement, ainsi que par la grande épaisseur (290 μ) de son mésophylle, dont les deux assises supérieures sont transformées en longues palissades.

Genre Blechnum.

B. spicant Sm., que je n'ai pu étudier que sur des échantillons provenant du Pas-de-Calais, possède deux faisceaux ligneux en forme d'hippocampe et un petit faisceau inférieur. C'est la seule Fougère de France qui ait cette conformation du bois en même temps qu'un faisceau inférieur.

Genre Athyrium.

A. filix-femina Roth et *alpestre* Nyl. ont même structure anatomique. Épidermes, mésophylles, pétioles sont identiques. Les différences morphologiques ne permettent pas davantage de les ériger en espèces distinctes. Ma conviction est que *A. filix-femina* est une espèce, et *A. alpestre* une race montagnarde du premier.

Genre Cystopteris.

C. fragilis Bernh., *C. montana* Bernh. et *C. alpina* Desv.

C. fragilis est une espèce qui varie à l'infini et dont certains individus peuvent être classés comme *C. alpina*. Il existe aussi des différences morphologiques entre les *C. alpina* des Pyrénées et ceux des Alpes. En un mot, ce genre est essentiellement polymorphe. Quant aux caractères anatomiques qualitatifs de ces trois *Cystoptères*, je puis dire qu'ils sont les mêmes partout. Dans ces conditions, je considère *C. fragilis* comme une espèce morphologique ; *C. montana* comme une race montagnarde de cette espèce, et *C. alpina* comme une variété des hauts sommets de *C. montana*.

Genre Woodsia.

W. hyperborea R. Brown est mieux différenciée par la morphologie externe que par l'anatomie. Cette charmante Fougère des terrains granitiques et feldspathiques a les sporanges pédicellés, les sores épinerves et marginaux, les cellules épidermiques onduleuses et très larges, vues de face ; son mésophylle est dépourvu de palissades et son pétiole, à la base, peut renfermer deux faisceaux ligneux en hippocampe, à crochets courts, ou un seul faisceau (échantillons moins vigoureux), formé par la réunion de deux faisceaux ligneux identiques aux premiers et soudés par leurs crochets inférieurs.

Genre Phegopteris.

P. polypodioidea Fée, *P. triangularis* (= *P. dryopteris* Fée) et *P. calcarea* Fée (= *Polypod. calcareum* Sm.).

Ces trois *Phegopteris* ne diffèrent en rien par leur organisation anatomique. Par les données externes, ils sont également peu distincts. Le premier, propre aux terrains granitiques, est velu sur les deux faces ; ses segments sont opposés, son limbe est sensiblement pyramidal. Le second, également des terrains granitiques, a le limbe deltoïde, les segments articulés et les poils nuls.

Je considère *P. polypodioidea* comme une espèce morphologique ; *P. triangularis* comme une sous-espèce glabre du précédent, et *P. calcarea* comme une race calcicole de *P. triangularis* dont elle possède exactement tous les caractères et en plus quelques rares poils épidermiques, 1-cellul. et très courts.

Genre Hemestheum.

J'ai indiqué plus haut les raisons pour lesquelles l'anatomie autorisait la création du genre *Hemestheum* à l'aide des

P. oreopteris et *thelypteris* (*H. oreopteris* et *H. thelypteris* Mihi), en même temps les caractères anatomiques propres à ces deux plantes. *H. oreopteris* a les sores jaunes, un indusium réniforme, le limbe glanduleux et odoriférant et les segments pennatipartites ; ses faisceaux ligneux sont dépourvus d'anneau scléreux brun extralibérien.

H. thelypteris a les sores petits, ronds, l'indusium mince, petit et caduc, les pétioles longs, les bords des segments repliés sur les sores, un ou deux faisceaux ligneux dans le pétiole et une couronne scléreuse brune extralibérienne. De ces deux *Polystics*, le premier serait une bonne espèce et le second une espèce morphologique, c'est-à-dire différenciée seulement par des données morphologiques quantitatives, car l'existence de glandes odoriférantes chez *H. oreopteris* me paraît inconstante.

Sous-genre Polystichum.

Les autres *Polystics* diffèrent des deux précédents par l'existence, dans le pétiole, de petits faisceaux libéroligneux au nombre de 2-5, en arc (*f. 11. infér.*), dont les extrémités sont occupées par les deux gros faisceaux caractéristiques des Aspidiées (fig. 70). Le bois de ces derniers faisceaux et celui des espèces du genre *Aspidium* est en forme de cornue.

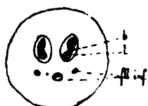


Fig. 70.

Aucun caractère anatomique n'est propre à chacune des prétendues espèces suivantes : *P. æmulum*, *Boottii*, *rigidum*, *remotum*, *spinulosum* (subsp. *dilatatum* et *exaltatum*,), *filix-mas* et *cristatum*. Toutes ont mêmes épidermes, mêmes stomates, mésophylles et structure pétiolaire. Elles ne diffèrent entre elles que par des caractères quantitatifs impuissants à définir l'espèce proprement dite. Si maintenant nous examinons les caractères morphologiques, nous remarquons que tous sont dans le même cas.

Chez *P. æmulum* Duterte, la nervure centrale est de couleur

foncée, les secondaires sont ramifiées, les sores sont situés sur le trajet d'une nervure, l'indusium est réniforme. Ce dernier caractère est propre à tous les représentants du genre. Les frondes sont glanduleuses (caractère instable) et d'un ensemble pyramidal.

Chez *P. Boottii* de Rey-Pailhade, les frondes sont bi-pennatisséquées, le pétiole court, fort et rigide, ainsi que le reste du rachis.

Chez *P. cristatum* Roth, les sores se rencontrent surtout dans les deux tiers supérieurs des frondes qui sont pennatisséquées, à segments pennatifides.

Chez *P. filix-mas* Roth, les segments sont aussi pennatipartites, alternes et leurs lobes sont entiers ou crénelés latéralement.

Chez *P. remotum* Koch, les nervures ont leurs terminaisons marginales, les sores se rencontrent surtout, comme pour *P. cristatum*, dans les deux tiers supérieurs des frondes pennatisséquées, oblongues, glanduleuses, vert clair et à lobes pennatipartites dans la moitié supérieure.

Chez *P. rigidum* DC., les nervures sont plusieurs fois ramifiées, bi-pennatisséquées, d'un ensemble pyramidal, glanduleuses; leurs segments sont ordinairement alternes, à lobes pennatifides et le pétiole est rigide.

Enfin chez *P. spinulosum* DC., les sores sont répartis sur toute ou presque toute la fronde. Ce Polystic possède deux sous-espèces (*dilatatum* et *exaltatum*) dont la distinction est basée exclusivement sur des caractères quantitatifs tirés de la forme de la fronde, de ses segments et de ses lobes.

De ce qui précède, on peut facilement se convaincre qu'il n'existe aucune espèce véritable dans ce sous-genre des *Aspidium*, mais quelques espèces morphologiques auxquelles se subordonnent les autres formes, à des degrés taxinomiques inférieurs.

Ainsi *P. filix-mas* serait une espèce morphologique, caractérisée surtout par ses frondes à segments pennatipartites, par ses faisceaux libéroligneux inférieurs du

pétiole, ordinairement au nombre de 5, et par le crochet très allongé du bois des gros faisceaux. Cette Fougère se rencontre dans des terrains de nature variée.

P. cristatum Roth est aussi une espèce morphologique propre aux terrains tourbeux ou marécageux. Elle est caractérisée par ses cellules épidermiques foliaires très larges et onduleuses, ses énormes stomates (70 μ), son mésophylle d'une épaisseur de 180 μ, très lacuneux.

P. spinulosum DC. représente la troisième et dernière espèce morphologique du genre. Son polymorphisme extraordinaire permet, non seulement de la subdiviser en deux sous-espèces qui, elles-mêmes, comportent des variétés, comme on l'a fait, mais encore de lui rattacher, sans erreur possible, *P. æmulum*, *Boottii*, *rigidum* et *remotum*.

P. æmulum Duterte est une sous-espèce morphologique glanduleuse et montagnarde de *P. spinulosum*.

P. Boottii de Rey-Pailhade n'est qu'une variété de *P. spinulosum*.

P. rigidum DC. est une nouvelle sous-espèce de *P. spinusum* propre aux terrains calcaires.

Enfin *P. remotum* Koch n'est qu'une simple variété de *P. rigidum* dont il possède exactement tous les caractères anatomiques.

Genre Aspidium.

Ce genre ne diffère pas anatomiquement du sous-genre précédent ; il ne s'en distingue que par l'indusium orbiculaire, fixé par son *centre*, tandis que chez les *Polystics*, cet organe est *réniforme* et fixé au limbe par une ligne *rayonnante*. Comme on le voit, ce caractère purement superficiel n'entraîne aucune modification de structure ou de conformation à l'intérieur de la plante.

Le genre n'est représenté en France que par une seule espèce (*A. aculeatum* Doll.) et par une variété (*A. Lonchitis* Sw.).

A. aculeatum, qui comprend les sous-espèces *lobatum*

Sw. et *angulare* Mett., renferme ordinairement trois petits faisceaux libéroligneux inférieurs aux deux gros caractéristiques ; le sclérenchyme sous-épidermique du pétiole (base) est puissamment développé, les stomates sont longs (58 μ) et ovales et le mésophylle, souvent bifacial, atteint une épaisseur de 206 μ. L'épiderme inférieur du limbe porte des poils 1-sériés et à parois minces.

Sa variété *Lonchytis* se rapproche surtout de la sous-espèce *lobatum* dont elle ne diffère que par un mésophylle moins épais (150 μ) et par le nombre inconstant des petits faisceaux inférieurs du pétiole, réduit, assez souvent, à un seul.

Genre Polypodium.

P. vulgare L., seul représentant du genre, est une excellente espèce, parfaitement déterminée par l'anatomie, malgré l'extrême facilité avec laquelle son limbe varie. J'ai examiné toutes ces variétés : *cuspidatum*, *lambricum*, *lineare*, *auritum*, *serratum*, etc., et toujours le pétiole m'a donné les mêmes caractères qualitatifs, à savoir : existence constante de 1-2 petits faisceaux libéroligneux inférieurs (fig. 71) ; bois des gros faisceaux supérieurs arqué extérieurement, très large à la base et se terminant presque en pointe supérieurement ; endoderme à paroi interne très épaisse, brun marron ; parenchyme cortical entièrement ou presque entièrement sclérifié.



Fig. 71.

CHAPITRE V

TABLEAU ANALYTIQUE DES GENRES DE LA FLORE DE FRANCE.

A. Mésophylle composé d'une seule assise de cellules ; stomates nuls ; poils étoilés.

† Parenchyme cortical du pétiole scléreux et de teinte brun marron. Épiderme à parois minces ou sclérifiées.............................. *Hymenophyllum*.

†† Parenchyme cortical scléreux ou non et seulement dans sa moitié externe. Épiderme à parois minces.............................. *Trichomanes*.

B. Mésophylle composé de plusieurs assises de cellules. Poils 1-sér., 1-cellul. ou nuls.

† Faisceau ligneux du pétiole unique, d'égale épaisseur, en arc, puis recourbé vers le plan de symétrie et terminé par des crochets. Canaux sécréteurs apparents.............................. *Osmunda.*

†† Faisceaux libéroligneux en nombre supérieur à trois, non en arc, formant avec du sclérenchyme brun la figure de l'Aigle impérial d'Autriche.................................... *Pteridium.*

††† Un ou deux faisceaux libéroligneux sans petits faisceaux inférieurs.

* Un seul faisceau ligneux.

1. Bois comme formé par la soudure basilaire de deux faisceaux en forme d'hippocampes dressés, très épaissi dans sa région moyenne.................... *Nothoclæna.*
2. Bois en arc, plus ou moins onduleux et très ouvert, terminé par deux crochets rudimentaires...................... *Allosurus.*
3. Bois en arc, à branches redressées, sans crochets........................... *Grammitis.*

** Un ou deux faisceaux ligneux dans le même faisceau libéroligneux.

1. Deux faisceaux ligneux distincts, plus épais à la base qu'au sommet, sans crochets. Anneau scléreux endodermique nul. Mésophylle composé de 4-5 assises cellulaires. Poils nuls................ *Cheilanthes.*
2. Deux faisceaux ligneux en arc, à convexité tournée vers le plan de symétrie, accolés ou distincts. Poils 1-cellul., arrondis ou capités, 1-sér. ou nuls...... *Asplenum.*
3. Deux faisceaux ligneux en forme de faucille, à convexité tournée vers le plan de symétrie, munis chacun inférieurement d'un petit appendice vasculaire. Quatre massifs bruns et scléreux extralibériens.............................. *Scolopendrium.*
4. Un seul faisceau ligneux en U, à branches divergentes dans leur tiers supérieur et se terminant en forme de petit crochet............................ *Woodsia.*
5. Un seul faisceau ligneux formé par la soudure des crochets basilaires de deux faisceaux en forme d'hippocampe..... *Hemestheum.*

*** Deux faisceaux libéroligneux distincts.

○ Faisceaux ligneux en forme d'hippocampe, rarement dépourvus de leurs crochets supérieur et inférieur.

1. Faisc. ligneux muni de ses crochets caractéristiques. Épidermes du

limbe à très grandes cellules onduleuses .... *Pteris.*

2. Faisc. ligneux sans crochets ou à crochets rudimentaires. Mésophylle peu épais (2-3 assises)............ *Adiantum.*

3. Faisc. ligneux à crochets très accentués. Mésophylle composé de 5-7 assises de cellules................. *Athyrium.*

4. Faisc. ligneux à crochets nuls ou rudimentaires. Mésophylle composé de 3-4 assises de cellules.......... *Cystopteris.*

5. Faisc. ligneux à crochet infér. nul. Mésophylle composé de 5-6 assises de cellules. Assise sus-endodermique du pétiole à paroi interne épaissie et brune. Poils épiderm. nuls.. *Woodsia.*

6. Faisc. ligneux à crochet inférieur beaucoup plus petit que le supérieur. Poils épidermiques 1-cellul. *Phegopteris* (incl. *Dryopteris*).

7. Faisc. ligneux à crochets très accentués. Assise sus-endodermique du pétiole épaissie et brune sur sa face interne..................... *Hemestheum.*

○○ Faisceaux ligneux non en forme d'hippocampe.

1. Faisc. ligneux en arc à convexité tournée vers le plan de symétrie, portant rarement un petit crochet à leur extrémité inférieure......... *Asplenum.*

2. Faisc. ligneux en arc comme les précédents. Massifs scléreux bruns sur les deux faces externe et interne de chaque faisceau.............. *Scolopendrium.*

3. Faisc. ligneux en forme d'S à crochets courts. Anneau scléreux endodermique brun et discontinu.... *Ceterach.*

†††† Deux faisc. libéroligneux gros et en outre 1-5 petits faisc. inférieurs, le tout disposé en arc.

* Bois des faisc. ligneux principaux en forme d'hippocampe. Un petit faisc. inférieur.. *Blechnum.*

** Bois des faisc. lign. principaux très épaissi à la base, se rétrécissant insensiblement vers le haut où il se recourbe, vers le plan de symétrie, en un crochet ± long (forme de cornue)........................... *Polystichum. Aspidium.*

*** Bois n'ayant pas l'une des deux conformations précédentes. Anneau scléreux endodermique brun marron; un ou deux petits faisceaux inférieurs............ *Polypodium.* (*P. vulgare.*)

SUR LES CNÉORACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM (1)

Chez un grand nombre de Monocotylédones à pistil gamocarpelle, que l'ovaire y soit d'ailleurs infère ou supère, chacune des cloisons ovariennes offre, comme on sait, en son milieu, une place où la concrescence des faces latérales des deux carpelles voisins ne s'est pas opérée, où les deux épidermes sont libres, par conséquent, et séparés par un espace plus ou moins large communiquant d'ordinaire avec l'extérieur par un pore diversement situé. A cet endroit, les épidermes en regard sécrètent un liquide sucré, un nectar, qui remplit d'abord la cavité, puis s'écoule au dehors par le pore en question. Ces espaces intercarpellaires et nectarifères ont été découverts, en 1854, par mon éminent prédécesseur au Muséum, Ad. Brongniart, qui les a nommés *glandes septales* (2). Ils ont été aussitôt, la même année, étudiés en Italie par Parlatore. Plus tard, en 1868, j'en ai décrit la disposition dans plusieurs familles (3). Depuis, ils ont fait l'objet des observations de divers botanistes, en dernier lieu et tout récemment de M. Schniewind-Thies (4). La connaissance en est donc bien établie et tout à fait classique. Aussi me bornerai-je à rappeler, en vue de ce qui va suivre, que leur présence, constante dans les espèces d'un

(1) *Bull. du Muséum*, IV, 1898.

(2) Ad. Brongniart, *Mémoire sur les glandes nectarifères de l'ovaire dans diverses familles de plantes monocotylédones* (Ann. des Sc. nat., Bot., 4e série, II, p. 5, 1854).

(3) Ph. van Tieghem, *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur* (Mém. des Savants étrangers, XXI, 1871).

(4) Schniewind-Thies, *Beiträge zur Kenntniss der Septalnectarien*. Iéna, 1897.

même genre, ne l'est pas dans les genres d'une même famille, et fournit par conséquent un caractère précieux pour la définition de certains genres.

Rien de pareil n'avait été rencontré jusqu'à présent dans la classe des Dicotylédones. C'est ce qui donne peut-être un certain intérêt à l'observation que j'ai faite récemment d'une disposition toute semblable dans le pistil du Cnéore tricoque (*Cneorum tricoccum* L.), type de la petite famille des Cnéoracées.

Chose singulière, la fleur de cette plante est construite précisément sur le type ternaire habituel aux Monocotylédones. Elle est formée, en effet, de trois sépales, dont un antérieur, concrescents en un calice gamosépale trilobé, de trois pétales libres alternes, de trois étamines libres episépales et de trois carpelles épipétales, fermés et concrescents en un ovaire triloculaire, surmonté d'un style unique à trois branches stigmatiques ; chaque loge renferme, insérés vers le sommet de l'angle interne à des hauteurs inégales, deux ovules pendants, campylotropes, crassinucellés, à micropyle externe et bitegminés. Entre la corolle et le pistil, le réceptacle se gonfle en un anneau nectarifère, creusé de trois fossettes pour l'insertion des filets staminaux.

Les cloisons ovariennes sont pleines et simples en dehors, en face des sillons qui séparent les carpelles et le long desquels l'épiderme prolonge ses cellules en poils unicellulaires effilés et recourbés. Elles sont pleines et simples aussi en dedans, où elles confluent suivant l'axe et où chacune d'elles renferme adossées les deux méristèles marginales des carpelles. Dans leur région moyenne, au contraire, elles sont creuses et dédoublées en deux feuillets séparés par un large espace de forme ovale, de sorte qu'en section transversale l'ovaire semble au premier abord avoir six loges, trois plus grandes ovulifères et trois plus petites stériles. Cet espace est tapissé par un épiderme, ou plutôt par les deux épidermes des faces latérales des carpelles voisins, non concrescents à cet endroit. Les cellules épidermiques y sont

d'abord toutes semblables, mais plus tard certaines d'entre elles proéminent çà et là d'abord en papilles, puis en poils unicellulaires renflés en massue. Ces espaces intercarpellaires commencent à la base même de l'ovaire, s'y élèvent jusqu'au sommet et pénètrent même dans le style ; c'est seulement dans la région inférieure de celui-ci qu'ils se confondent avec les sillons externes correspondants et qu'ils débouchent ainsi au dehors. L'épiderme ainsi confiné sécrète un liquide sucré, qui s'accumule dans la cavité, puis vient perler au dehors dans les trois sillons du style.

En un mot, le pistil de cette plante possède, comme on voit, des glandes septales conformées comme chez les Monocotylédones, mais offrant deux caractères particuliers, qui ne paraissent pas avoir été observés jusqu'ici dans cette classe, savoir : le développement en papilles et poils de certaines cellules épidermiques et le débouchement de la cavité dans le style même, à une certaine distance au-dessus de sa base. On remarquera aussi que les glandes septales de l'ovaire font ici double emploi avec l'anneau nectarifère si développé qui tapisse, comme il a été dit plus haut, la surface du réceptacle entre la corolle et le pistil.

Le Cnéore tricoque est, comme on sait, un arbuste presque glabre, croissant dans la région méditerranéenne, à feuilles isolées, simples et sans stipules, sessiles, à limbe étroit, atténué à la base, coriace et entier. L'inflorescence y est une grappe axillaire triflore, début d'une cyme bipare, parfois réduite à une fleur solitaire par avortement des deux fleurs latérales ; le pédicelle primaire y est toujours indépendant de la feuille mère.

La tige a son épiderme muni de stomates et de poils ; ces derniers sont rares, mais pourtant de deux sortes : les uns effilés et courbés, unicellulaires, à membrane épaisse, à contenu hyalin ; les autres renflés en massue et droits, pluricellulaires, à membrane mince et bourrés de produits de sécrétion. Son écorce renferme dans sa zone externe, mais à quelque distance de l'épiderme, un grand nombre de larges

cellules, isolées ou en contact, sécrétant de l'huile essentielle. Son péricycle, d'abord collenchymateux, plus tard pourvu à sa périphérie de quelques paquets de fibres lignifiées, contient aussi çà et là une grande cellule oléifère, et on en rencontre également à la périphérie de la moelle.

La feuille prend à la stèle de la tige trois méristèles. Son épiderme porte aussi çà et là de rares poils de deux sortes, pareils à ceux de la tige, et n'a de stomates que sur la face inférieure. Son écorce, fortement palissadique en haut et lacuneuse en bas, contient de grandes cellules oléifères éparses; les méristèles y sont dépourvues de fibres péridesmiques et la méristèle médiane a, au-dessus de son faisceau libéroligneux, un faisceau libéroligneux plus petit inverse, c'est-à-dire à liber supérieur, à bois inférieur.

Au même genre on rattache, sous le nom de Cnéore pulvérulent (*Cneorum pulverulentum* Vent.), une seconde espèce propre aux Canaries, notamment à Ténériffe, qui en diffère déjà par plusieurs caractères extérieurs très marqués. D'abord, la tige et la feuille y sont toutes couvertes de poils serrés, enchevêtrés même et grisâtres: d'où le nom spécifique. Ces poils, tous semblables, sont bien différents de ceux du C. tricoque. Ils sont unicellulaires en forme de T; le pédicelle est mince et à membrane épaisse; la barre transverse est, au contraire, large et à membrane mince; aussi s'affaisse-t-elle sur elle-même plus tard, de manière à donner au poil la forme d'un Y. Ensuite, les fleurs y sont disposées au nombre d'au moins sept, formant une cyme bipare contractée en fausse ombelle, au sommet d'un pédicelle axillaire, lequel est concrescent avec la feuille mère dans toute sa longueur, de manière que le groupe floral paraît inséré sur la feuille. Enfin, la fleur est tétramère et non trimère. A ces quatre différences externes bien connues, viennent maintenant s'en ajouter plusieurs autres.

D'abord, les quatre carpelles sont séparés l'un de l'autre par autant de larges et profonds sillons et ne sont concrescents que par le bord interne de leurs faces latérales. En un

mot, il n'y a pas ici, et il ne saurait y avoir de glandes septales, comme dans l'espèce précédente. Dans ces sillons, comme sur toute la face externe, l'épiderme des carpelles prolonge ses cellules en poils en forme de T, pareils à ceux de la tige et des feuilles, et ne sécrète pas de nectar. La sécrétion sucrée ne s'opère donc ici que sur l'anneau qui sépare la corolle du pistil.

La tige a dans son écorce non seulement des cellules oléifères, comme dans l'espèce précédente, mais encore de nombreuses cellules renfermant chacune un prisme d'oxalate de calcium. Son péricycle, dépourvu de fibres, offre çà et là des paquets de cellules scléreuses et aussi de nombreuses cellules à prismes, que l'on rencontre également dans le liber secondaire. La feuille a son épiderme couvert de poils et percé de stomates également sur les deux faces. Son écorce, parsemée aussi de cellules oléifères, est palissadique en bas comme en haut, tandis que la zone moyenne, dépourvue de lacunes, est formée de cellules arrondies; en un mot, la structure de l'écorce est centrique et non bifaciale comme dans le C. tricoque. La méristèle médiane n'a pas de faisceau inverse.

La section transversale de la feuille florifère, pratiquée au-dessous du groupe floral, montre, réunis dans la même écorce, en bas les trois méristèles de la feuille, en haut la stèle du pédicelle floral. La concrescence des deux membres ne porte donc que sur l'épiderme et l'écorce; elle n'intéresse pas la région stélique.

Aux caractères différentiels déjà connus, notamment à la concrescence du pédicelle de l'inflorescence avec la feuille mère et à la tétramérie des fleurs, si l'on ajoute ceux qui viennent d'être constatés, notamment l'absence de glandes septales et la structure centrique de la feuille, on obtient une somme de différences telle qu'il convient de se demander jusqu'à quel point il est légitime de conserver ces deux espèces réunies dans le même genre.

A cette question, la réponse ne saurait, à mon avis, être

douteuse. Il faut désormais séparer génériquement le Cnéore pulvérulent du C. tricoque. Heureusement, il ne sera pas nécessaire pour cela d'introduire dans la nomenclature un nom nouveau. Tournefort a, en effet, désigné sous le nom de *Chamælea* le genre que Linné avait nommé *Cneorum*, si bien que beaucoup d'auteurs ont continué à se servir du nom français Camélée comme synonyme du nom latin *Cneorum*. Il suffira de faire cesser cette synonymie et de reprendre le nom de *Chamælea* pour l'appliquer exclusivement au genre nouveau dont le *C. pulverulentum* devient le type. Cette espèce sera donc désormais la Camélée pulvérulente [*Chamælea pulverulenta* (Vent.)].

Ainsi définis, les deux genres Cnéore et Camélée, monotypes tous les deux, composeront ensemble la famille des Cnéoracées, caractérisée notamment par les cellules oléifères de la tige et des feuilles, par l'isostémonie, par la campylotropie des ovules, par la nature du fruit, qui se divise à la maturité en trois ou quatre coques drupacées indéhiscentes, renfermant chacune deux graines séparées par une fausse cloison ligneuse, enfin par la conformation de la graine, qui renferme un embryon courbe dans un albumen oléagineux.

Considéré jadis comme autonome, incorporé, plus tard, tantôt aux Zygophyllacées, tantôt aux Simarubacées, tantôt aux Rutacées, ce groupe a été tout récemment, en 1896, rétabli par M. Engler comme famille distincte et placé entre les Rutacées et les Zygophyllacées. En admettant aussi, dans la nouvelle édition de mes *Éléments* (1), l'autonomie de cette famille, j'ai cru devoir pourtant, notamment à cause de son isostémonie, la séparer des diplostémones et la classer dans le groupe des Bitegminées dialypétales superovariées isostémones, qui constitue, dans le sous-ordre des Renonculinées, l'alliance des Célastrales.

Depuis lors, j'ai montré qu'il y a lieu d'introduire dans la classification des Dicotylédones un élément nouveau, tiré

(1) Ph. van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 3e édition, II, p. 488 et p. 419, 1898.

de la conformation du nucelle, suivant qu'il est gros et persistant ou mince et éphémère, d'où résulte une division en Crassinucellées ou Pernucellées et en Ténuinucellées ou Transnucellées (1). Puisque l'ovule y possède un gros nucelle persistant, recouvert de deux téguments, les Cnéoracées doivent donc désormais prendre place dans l'ordre des Crassinucellées bitegminées, et dans l'alliance des dialypétales superovariées isostémones.

(1) Ph. van Tieghem, *Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification* (Journal de Botanique, XII, p. 197, 1898).

SUR LE GENRE PENTHORE

CONSIDÉRÉ COMME TYPE D'UNE FAMILLE NOUVELLE LES PENTHORACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Le genre Penthore (*Penthorum* Gronov.), avec ses trois espèces croissant, l'une dans l'Amérique du Nord (*P. sedoides* L.), les deux autres en Asie, dans la région de l'Amour (*P. humile* Reg.), à la Chine et au Japon (*P. intermedium* Turcz.), a été classé par tous les botanistes dans la famille des Crassulacées, à côté des *Diamorpha* et *Triactina*, qui ont aussi les carpelles unis dans leur région inférieure (1). Seul, Baillon l'a retiré des Crassulacées en 1872 pour en faire, dans la famille des Saxifragacées, une tribu distincte, les Penthorées (2); mais cette opinion n'a pas prévalu, et dans la revision la plus récente de la famille, en 1890, M. Schœnland a de nouveau incorporé ce genre aux Crassulacées, entre le *Diamorpha* et le *Triactina* (3). L'objet de la présente Note est de faire voir que par la structure de la tige, de la feuille et de la racine, tout aussi bien que par l'organisation de la fleur, du fruit et de la graine, les Penthores s'éloignent à la fois des Crassulacées et des Saxifragacées, et qu'il convient, en conséquence, d'en faire le type d'une famille distincte, les *Penthoracées*.

Ce sont des herbes vivaces, croissant dans les lieux

(1) Voy. notamment : Torrey et Gay, *Flora of North-America*, I, p. 561, 1840, et Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 661, 1865.
(2) Baillon, *Histoire des plantes*, III, p. 336 et p. 409, 1872.
(3) Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfamilien*, III, 2, p. 38, 1890.

humides, à tige simple ou peu ramifiée, munie de racines latérales à la base et portant des feuilles isolées suivant 3/8, simples et sans stipules, à limbe sessile lancéolé, atténué à la base et au sommet, penninerve, membraneux, à bord denté. L'inflorescence est une grappe terminale de cymes unipares scorpioïdes.

La tige a son épiderme pourvu dans le jeune âge de poils massifs, renflés au sommet où les cellules sont sécrétrices, qui plus tard se dessèchent et tombent. Son écorce est très lacuneuse, à murs unisériés renfermant des macles sphériques d'oxalate de calcium, et se termine en dedans par un endoderme très fortement différencié. Dépourvues de macles cristallines, les cellules de cet endoderme sont, en effet, grandes, aplaties tangentiellement et munies, sur leurs faces latérales et transverses, de cadres lignifiés, qui sont plissés transversalement sur les faces latérales, lisses sur les faces transverses. Le péricycle est formé de trois ou quatre assises, dont les cellules sont différenciées en fibres lignifiées, à l'exception de quelques-unes qui, conservant leurs membranes minces et cellulosiques, entrecoupent çà et là la zone fibreuse. Le pachyte est continu, à rayons unisériés, parfois bisériés, à liber secondaire peu développé et exempt de fibres. La moelle est d'abord cellulosique et contient çà et là des cellules à macles cristallines ; plus tard, elle lignifie ses membranes par places, notamment à la périphérie.

La feuille ne prend à la stèle de la tige qu'une seule méristèle en arc, qu'on y retrouve à la base et tout le long de la nervure médiane, dépourvue de fibres péridesmiques. Le limbe est mince, à épiderme dépourvu de poils et muni de stomates seulement sur la face inférieure, à écorce palissadique sur un rang en haut, lacuneuse en bas, renfermant çà et là une macle sphérique.

La racine a une écorce lacuneuse, contenant des macles cristallines et limitée par un endoderme à cadres lignifiés. La stèle renferme ordinairement cinq faisceaux libériens et

cinq faisceaux ligneux rayonnant autour d'une moelle qui se sclérifie de bonne heure. En dehors des faisceaux ligneux, le péricycle demeure parenchymateux ; mais en dehors des faisceaux libériens, il différencie ses cellules en fibres et produit, en conséquence, cinq paquets fibreux étalés en arc, composés d'un ou deux rangs de fibres. On sait combien est rare cette formation de faisceaux fibreux péricycliques en dehors des faisceaux libériens dans la racine. On ne l'a rencontrée jusqu'à présent que dans les racines aériennes des Loranthacées (*Struthanthus*, etc.) et des Élytranthacées (*Macrosolen*, etc.) parasites (1). Les Penthores en offrent donc le premier exemple connu pour les racines terrestres. Et comme chez eux l'existence de cadres lignifiés sur l'endoderme coïncide avec la présence de faisceaux fibreux péricycliques, c'est une preuve nouvelle que l'absence de ces cadres chez les Loranthacées et les Élytranthacées parasites n'y est pas provoquée par la formation de faisceaux fibreux dans le péricycle (2).

Plus tard, après la production d'un pachyte semblable à celui de la tige, l'écorce de la racine persiste avec tous ses caractères ; elle n'est pas, comme d'ordinaire, exfoliée par la formation d'un périderme dans le péricycle. C'est dans l'assise corticale externe, au-dessous de l'assise pilifère, que le périderme y prend naissance, tardivement.

Les pédoncules de la grappe et les pédicelles floraux sont couverts de nombreux poils sécréteurs massifs, pareils à ceux de la tige. La fleur est formée ordinairement de cinq sépales, de cinq étamines alternes, de cinq étamines épisépales et de cinq carpelles alternes ; il y a quelquefois six, sept et même huit sépales. Toujours isomères, ces quatre verticilles sont concrescents dans leur région inférieure, de manière à rendre le pistil semi-infère.

Au niveau où ils se séparent des verticilles internes, les

(1) Ph. van Tieghem, *Structure de la racine dans les Loranthacées parasites* (Bull. de la Soc. bot., XLI, p. 121, 1894).
(2) *Loc. cit.*, p. 125.

sépales sont libres, à préfloraison valvaire; au-dessous, dans toute la partie adhérente, le calice porte des poils sécréteurs massifs, comme le pédicelle. Les filets des étamines sont libres aussi, unis seulement par leurs bases élargies en un très court rebord; les anthères sont basifixes, à section rectangulaire, avec quatre sacs polliniques non saillants, qui s'ouvrent par quatre fentes longitudinales rapprochées deux par deux de part et d'autre de chaque cloison. Les carpelles sont fermés dans toute leur longueur. Dans la région inférieure, où ils sont concrescents avec les trois verticilles externes, ils sont également unis entre eux, latéralement et au centre, de manière à former un ovaire à cinq loges. Au niveau où ils se séparent des étamines, ils s'isolent aussi l'un de l'autre, d'abord au centre où ils laissent un vide, puis sur les côtés; désormais complètement indépendants, ils prolongent d'abord leur région ovarienne, puis la terminent par un style court, tronqué et stigmatifère au sommet. C'est dans la région supérieure libre de chaque ovaire que l'on voit, attaché au sommet de la suture ventrale et pendant librement dans la cavité sous-jacente, un gros placente double chargé de nombreux petits ovules anatropes. Ces ovules ont un nucelle relativement gros et persistant, recouvert de deux téguments, formés de deux assises chacun; en un mot, ils sont crassinucellés bitegminés.

Ainsi constituée, la fleur des Penthores est donc apétale et sa formule peut s'écrire $F = 5S + 5E + 5E' + 5C$. Il faut remarquer toutefois que les botanistes descripteurs sont, à cet égard, un peu moins affirmatifs. Tous s'accordent à dire, par exemple, comme Baillon : « Les pétales manquent ou sont peu développés (1). » Mais dans les nombreuses fleurs, tant du *P. sedoides* que du *P. intermedium*, que j'ai examinées avec beaucoup d'attention à ce point de vue, je n'ai jamais aperçu la moindre trace visible au dehors de

(1) *Loc. cit.*, p. 336.

pétales situés au-dessous des étamines superposées aux carpelles. La série des coupes transversales et longitudinales de la région inférieure de la fleur montre, il est vrai, qu'un peu au-dessous du niveau où les verticilles se séparent, chacune des méristèles destinée à l'étamine hypocarpelle émet en dehors une petite branche, qui s'arrête bientôt. On pourrait regarder cette branche comme étant la méristèle destinée à un pétale avorté. Mais il me paraît plus naturel d'admettre qu'elle appartient au calice, qu'elle est la terminaison de la méristèle marginale géminée des deux sépales voisins.

Le fruit, autour duquel persistent les sépales et les filets des étamines après la chute des anthères, est sec, membraneux et déhiscent. Au niveau de la séparation des verticilles externes, chacun des carpelles s'ouvre par une fente transversale, qui coupe la nervure médiane, s'avance horizontalement de chaque côté, puis remonte en arrière le long de la suture ventrale pour se rejoindre à la base du style, détachant ainsi un chapeau conique, échancré en arrière et surmonté par le style persistant. En un mot, le fruit est une quintuple pyxide. La déhiscence opérée, la suture ventrale, courbée en avant en forme de bec, montre, pendant librement à son sommet, le gros placente tout chargé de très petites graines, à embryon entouré d'un albumen charnu.

Par l'ensemble des caractères qui viennent d'être constatés, notamment par la structure lacunaire de l'écorce et la profonde différenciation de l'endoderme dans la tige, par la persistance de l'écorce lacuneuse et la présence de faisceaux fibreux péricycliques supralibériens dans la racine, par l'absence de corolle, par la conformation du pistil, dépourvu d'écailles hypocarpelles, enfin par le mode de déhiscence du fruit, les Penthores se séparent nettement à la fois de toutes les Crassulacées et de toutes les Saxifragacées. Ils doivent donc constituer une famille à part, les *Penthoracées*, et cette famille doit prendre place, parmi les Dicotylédones

de la sous-classe des Séminées, dans l'ordre des Crassinucellées bitegminées, et dans le sous-ordre des Apétales superovariées ou Chénopodinées (1). On pourra l'y ranger à côté des Céphalotacées, famille à laquelle elle ressemble par la diplostémonie et par l'indépendance des carpelles, mais dont elle diffère beaucoup cependant par le pistil semi-infère, par le grand nombre et le mode de placentation des ovules, enfin par la nature du fruit. C'était d'ailleurs l'avis de Baillon que les genres Penthore et Céphalote sont voisins; aussi en faisait-il les types de deux tribus, qu'il plaçait côte à côte dans sa famille des Saxifragacées (2), en donnant à cette famille une extension beaucoup trop grande, qu'il est impossible actuellement de lui conserver.

(1) Voy. Ph. van Tieghem, *Éléments de botanique*, 3[e] édition, II, p. 399, 1898.

(2) *Loc. cit.*, p. 337 et p. 409, 1872.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.



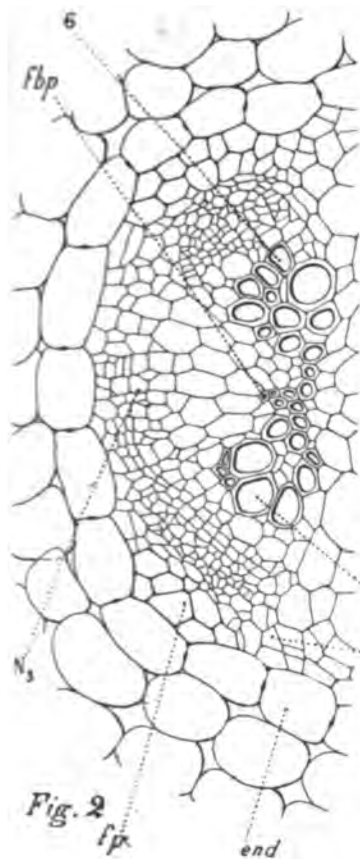


Fig. 2

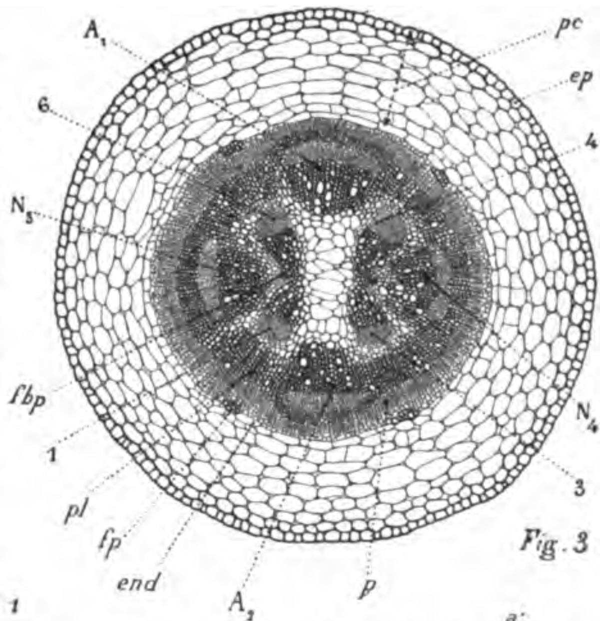


Fig. 3

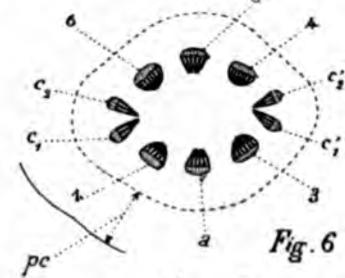


Fig. 6

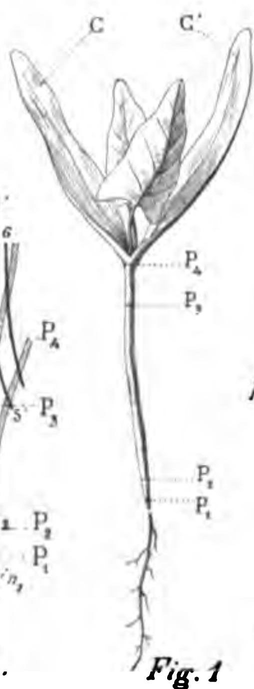


Fig. 1

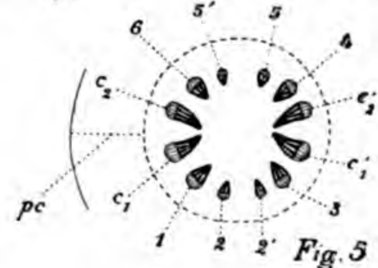


Fig. 5

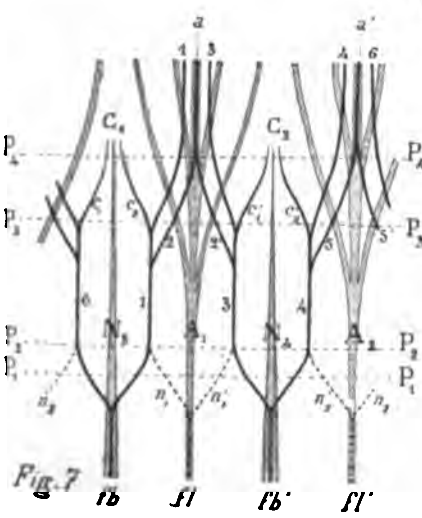


Fig. 7

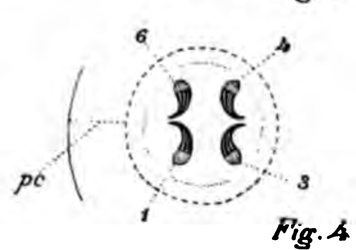


Fig. 4

Fron del. Poinsot sc.

Atriplex hastata.

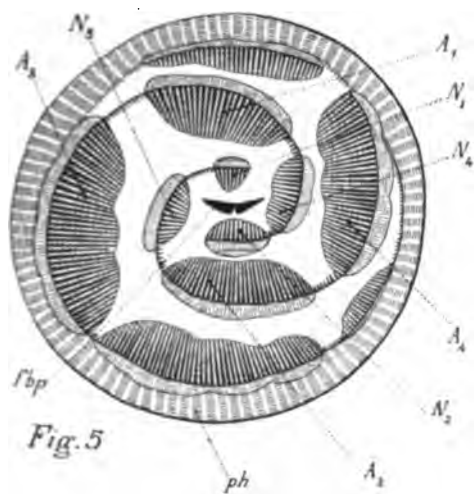


Fig. 5

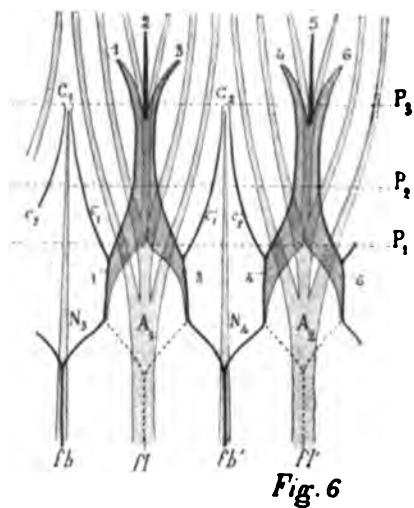


Fig. 6

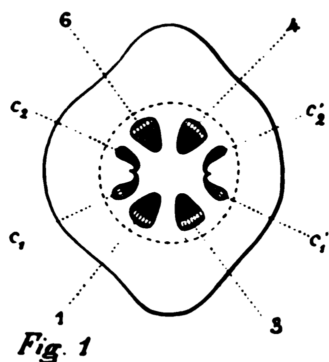


Fig. 1

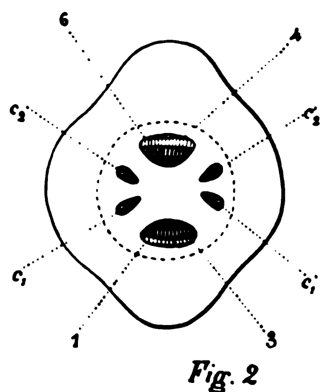


Fig. 2

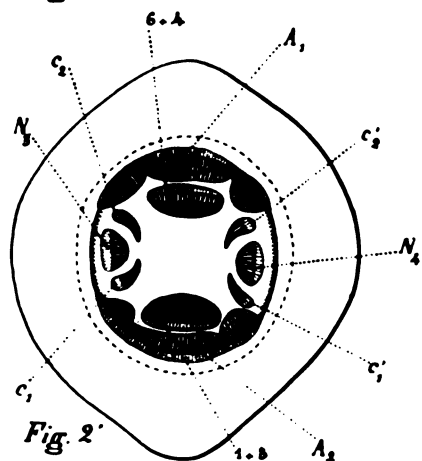


Fig. 2'

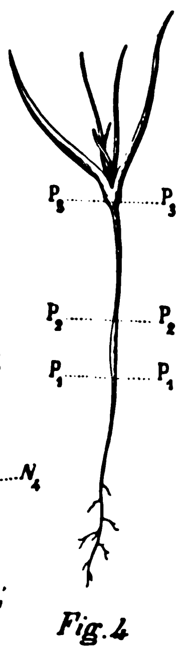


Fig. 4

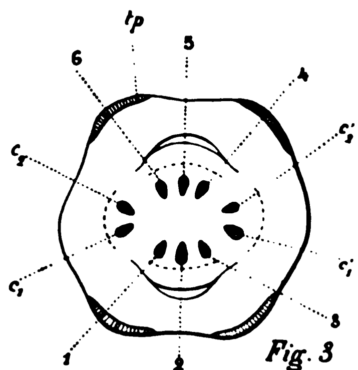


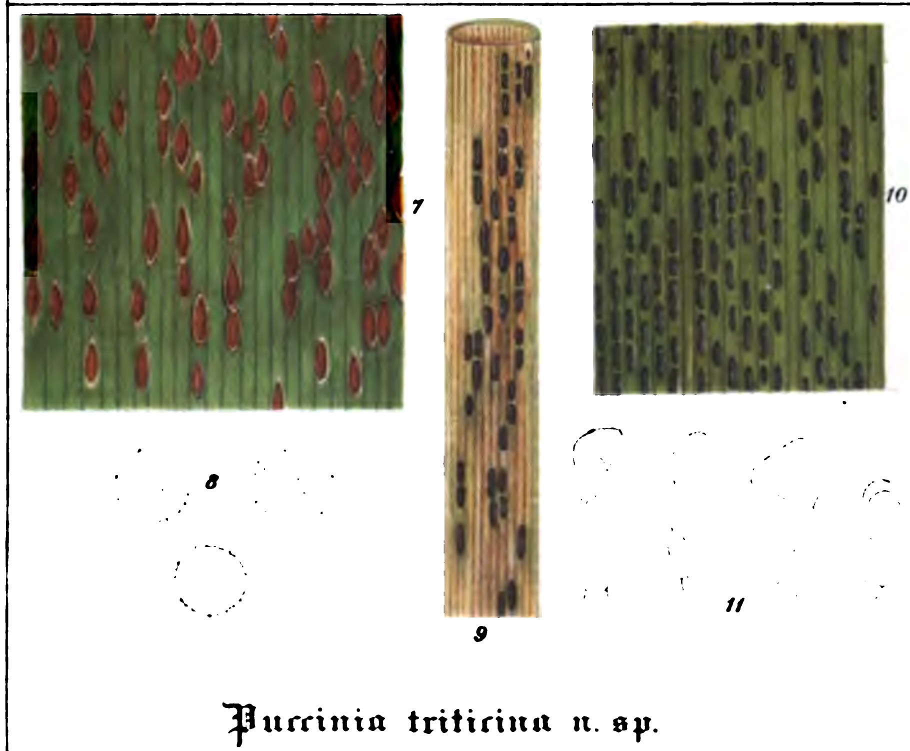
Fig. 3

G. Fron del. Poinsot sc.

Salsola Kali.



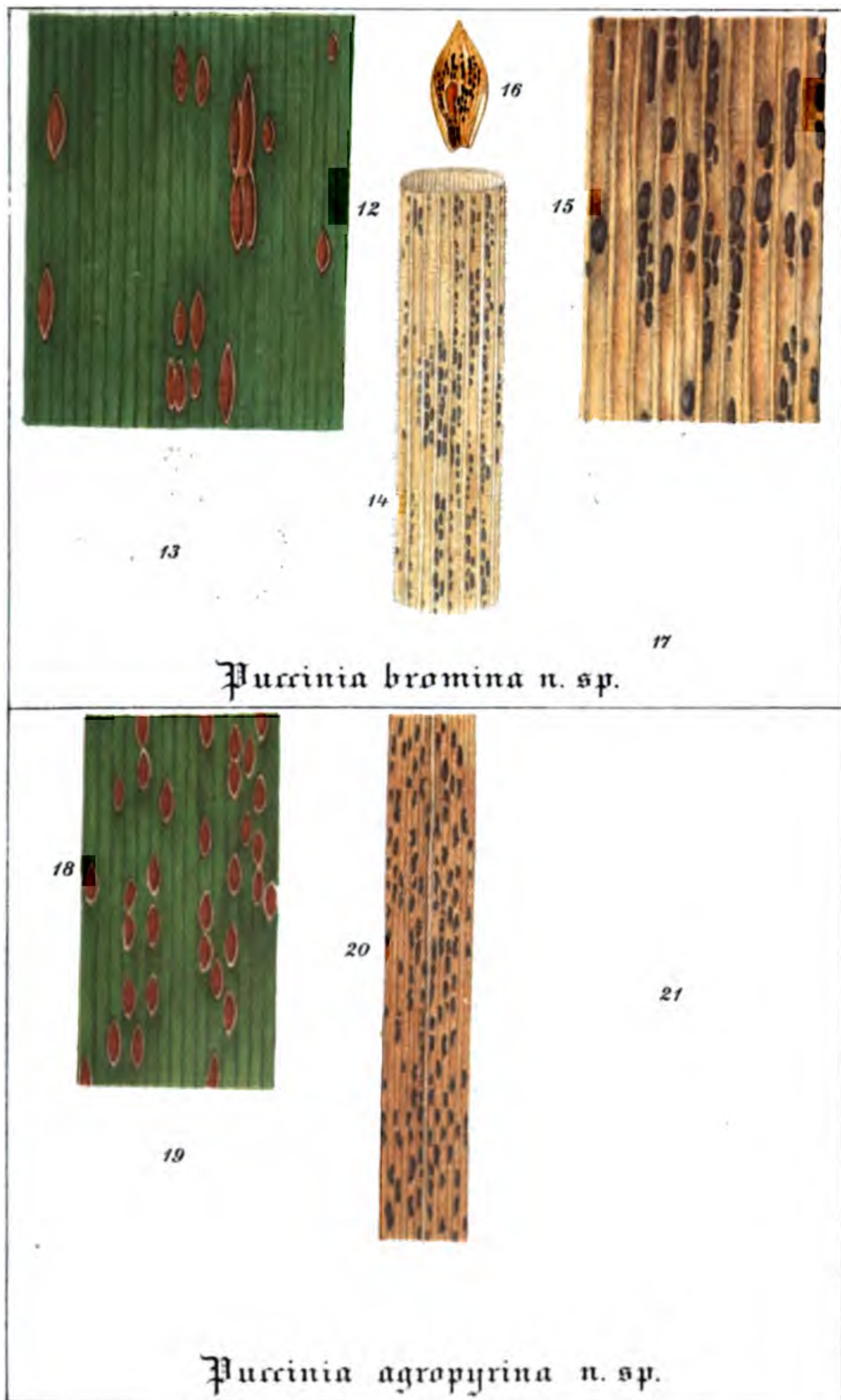
Puccinia dispersa Eriks.



Puccinia triticina n. sp.

H. Sjöberg et J. Eriksson ad nat. del.

Gen. Stab. Lit. Anst. Stockh.

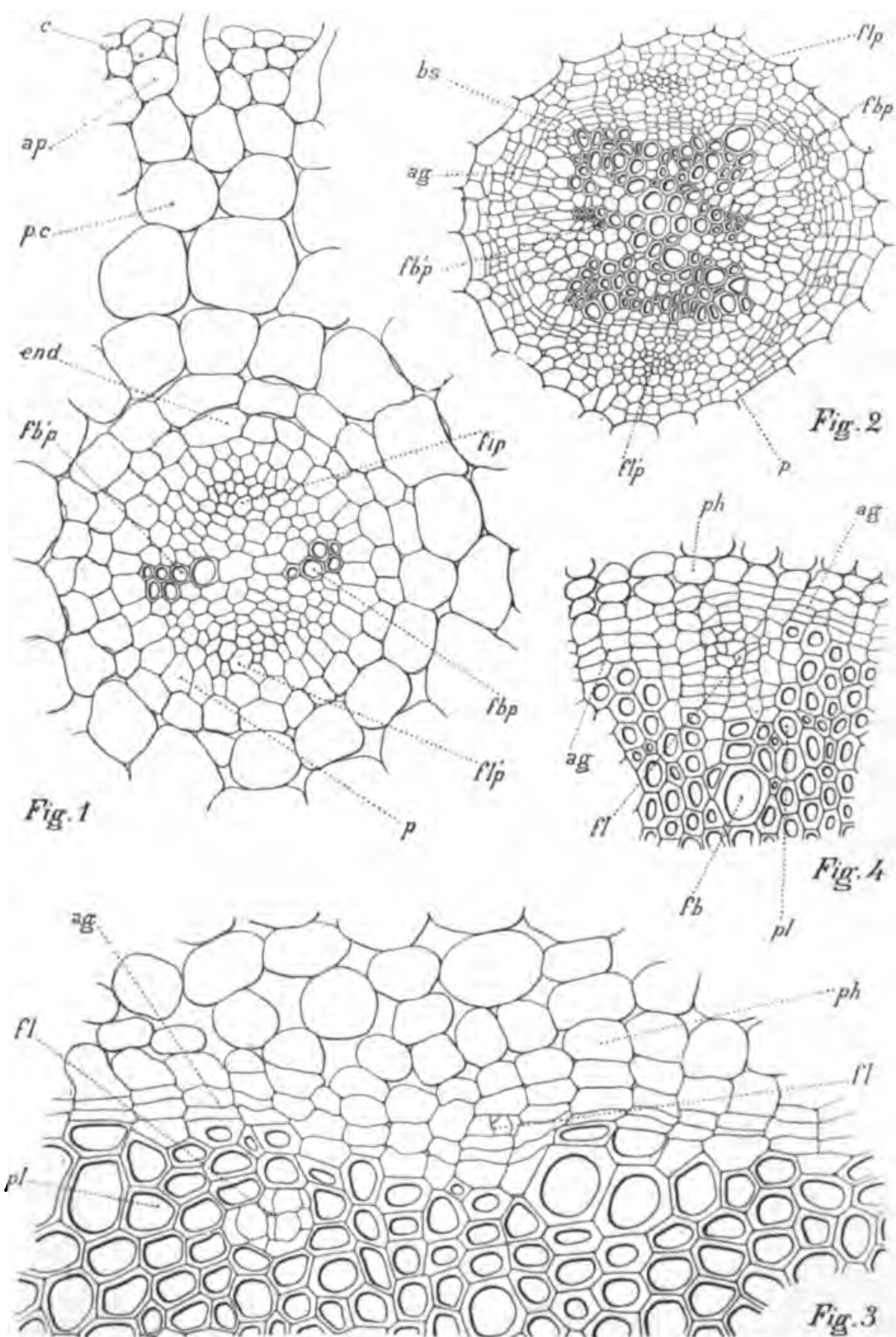


Puccinia bromina n. sp.

Puccinia agropyrina n. sp.

H Sjoberg et J Eriksson ad nat del

Gen Stab Lit Anst Stockh



G. Fron del. Poinsot sc.

Atriplex crassifolia (1-2). — *Salicornia macrostachya* (3).
Obione portulacoides (4).

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. IX. N° 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes IX et X

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juin 18[illegible].
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels

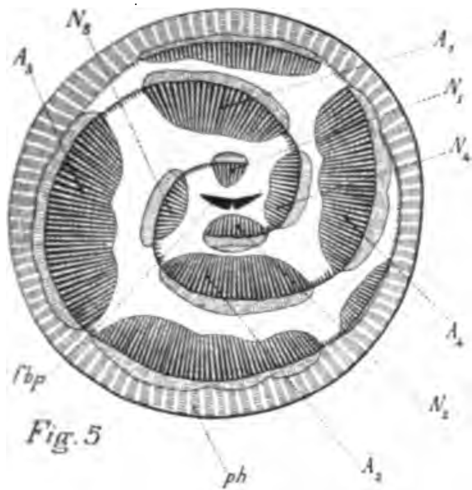


Fig. 5

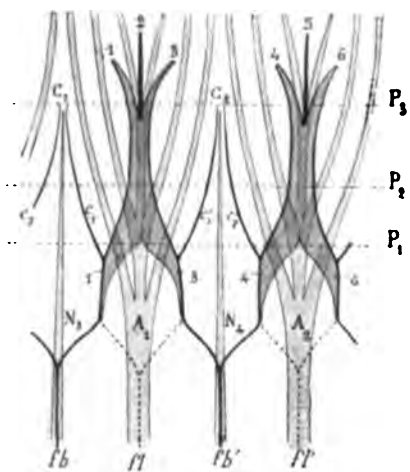


Fig. 6

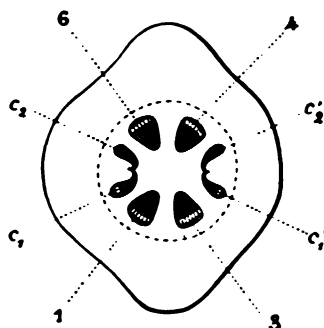


Fig. 1

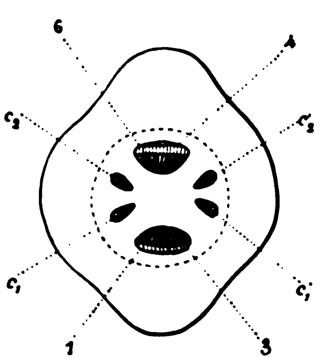


Fig. 2

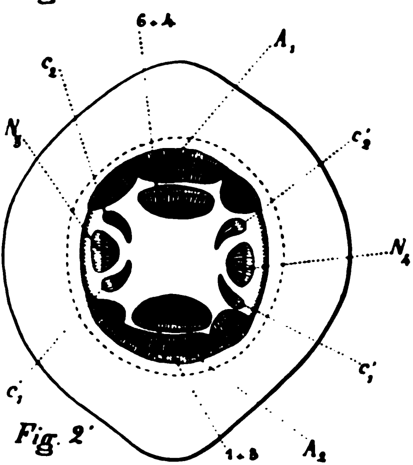


Fig. 2'

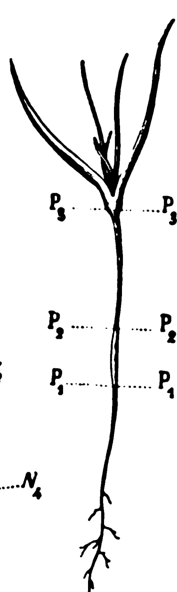


Fig. 4

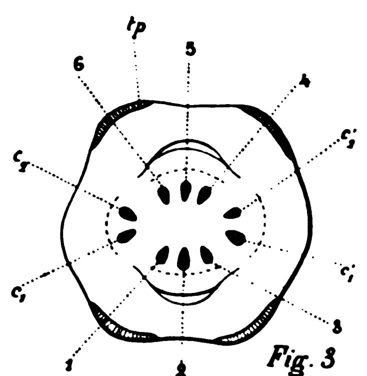
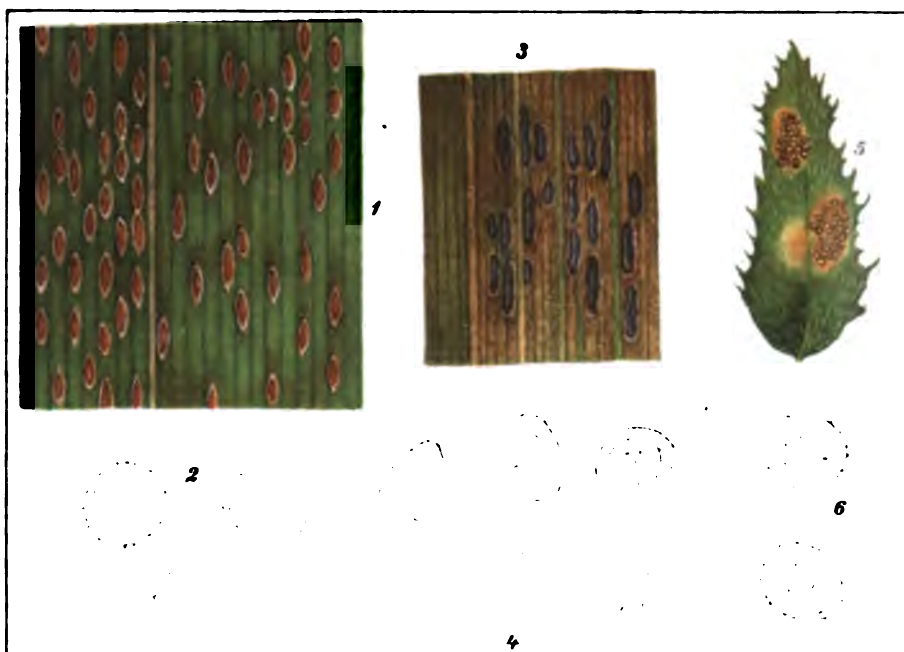


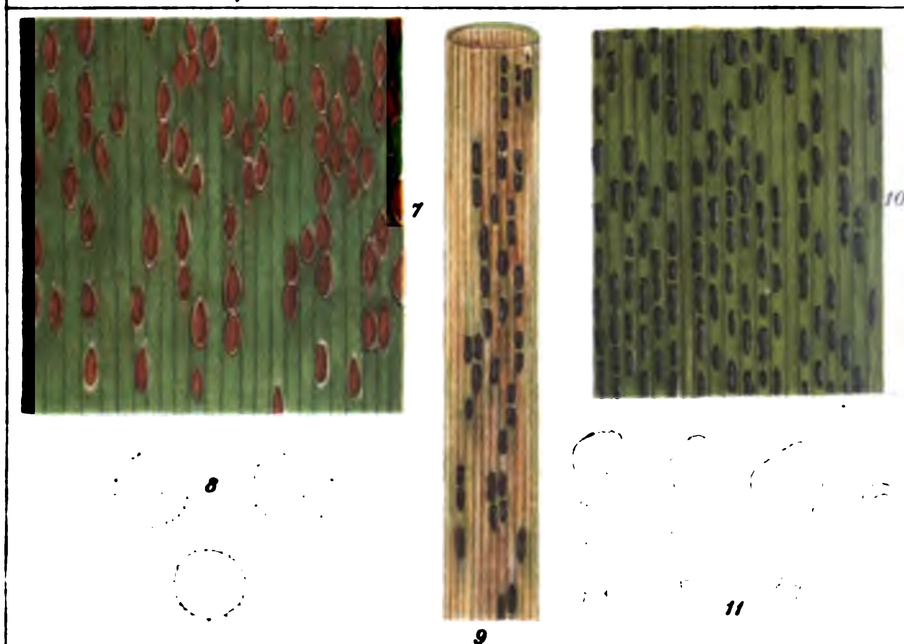
Fig. 3

G. Fron del. Poinsot sc.

Salsola Kali.



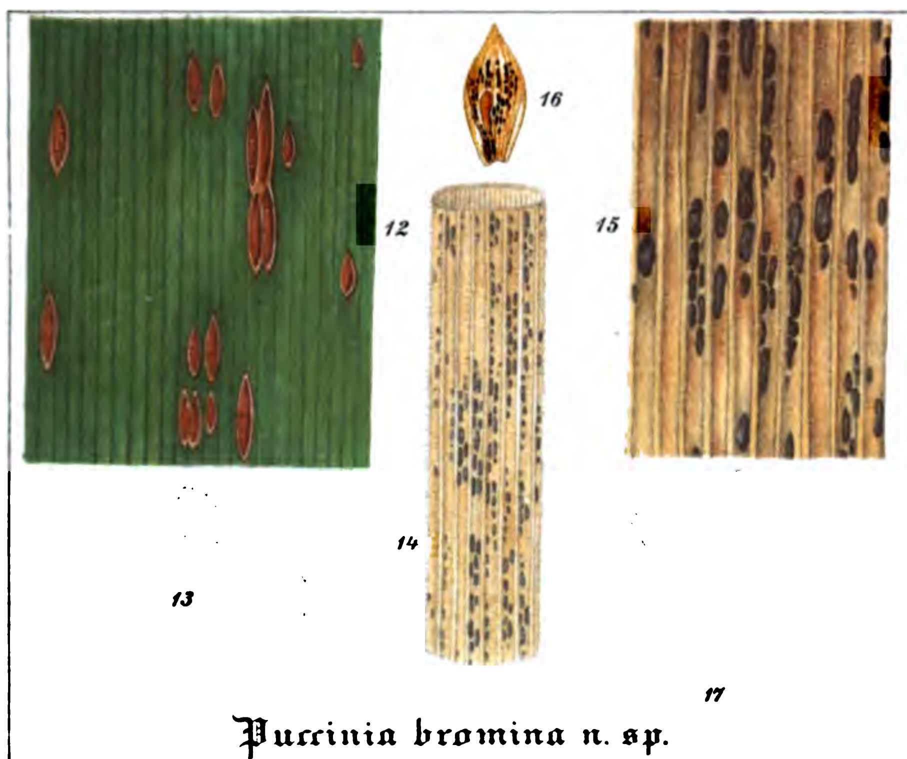
Puccinia dispersa Eriks.



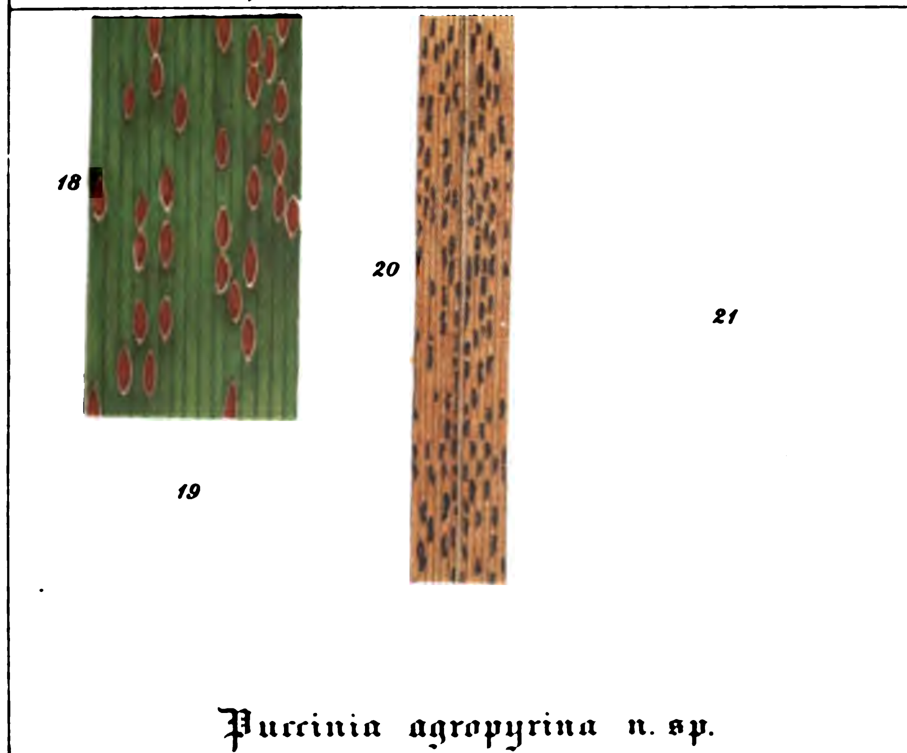
Puccinia triticina n. sp.

H. Sjöberg et J. Eriksson ad nat. del.

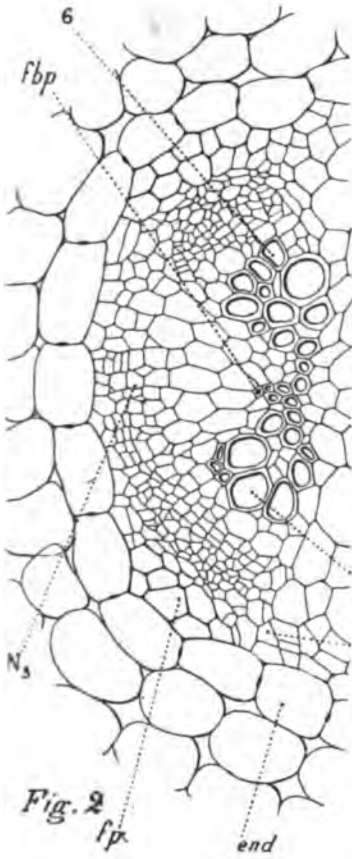
Gen. Stab. Lit. Anst. Stockh.

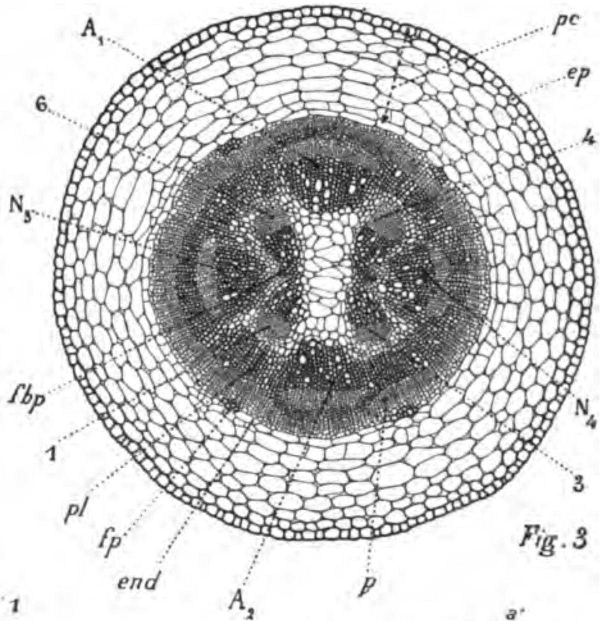


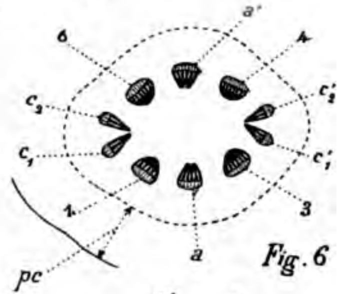
Puccinia bromina n. sp.

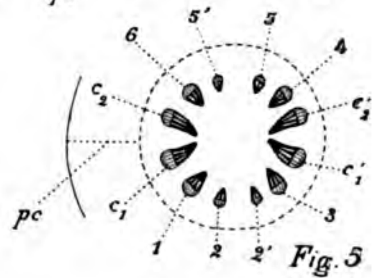


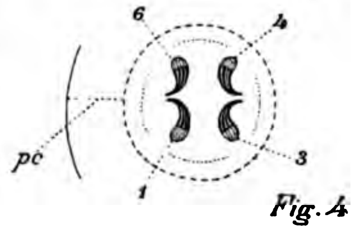
Puccinia agropyrina n. sp.

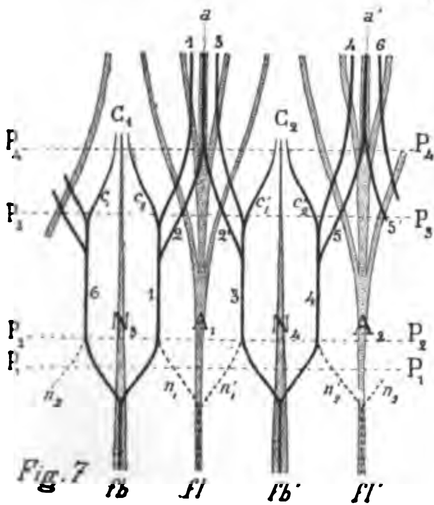


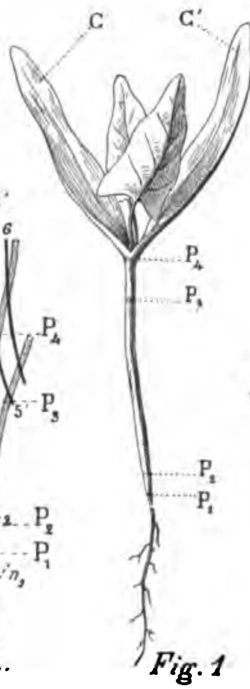












Fron del. Poinsot sc.

Atriplex hastata.

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. IX. N° 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes IX et X

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juin 1899.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels

TABLE DES MATIÈRES

(CONTENUES DANS CE CAHIER)

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

(CONTENUES DANS CE CAHIER)

[illegible]

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — Nᵒˢ 2, 3 et 4

PARIS
MASSON ET Cᴵᴱ, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juillet 1899.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume . . . . . 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des Annales des Sciences naturelles.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(Rare).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

175

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. IX. Nos 5 et 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SERIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — Nos 5 et 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en août 1899.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume . . . . 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des Annales des Sciences naturelles.

Prix des collections

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(Rare)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	[illegible] fr.
[illegible], 22 volumes		[illegible] fr.

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(Rare).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes		330 fr.

ANNEX

ANNEX

